R 260 C3
2ex X

ISBN 2-85653-029-X

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série C, Sciences de la Terre
TOME XLI

Mireille GAUDANT

RECHERCHES SUR L'ANATOMIE ET LA SYSTÉMATIQUE DES CTÉNOTHRISSIFORMES ET DES PATTERSONICHTHYIFORMES (POISSONS TÉLÉOSTÉENS) DU CÉNOMANIEN DU LIBAN

ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire
75005 PARIS
—
1978

Source MNHN, Paris

ÉDITIONS DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

En vente à la Bibliothèque centrale du Muséum,

38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris

C.C.P. : Paris 9062-62 Y

Annuaire du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1939).

Archives du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1802. In-4°, sans périodicité).

Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1895. Depuis 1971, divisé en 6 sections : Zoologie, Botanique, Sciences de la Terre, Sciences de l'Homme, Sciences physico-chimiques, Écologie générale. 4 livraisons par an).

Les grands Naturalistes français (depuis 1952. Sans périodicité).

Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1935. Depuis 1950, nouvelle série en 3 (puis 4. parties : A. Zoologie ; B. Botanique ; C. Sciences de la Terre ; D. Sciences physico-chimiques) Sans périodicité).

Notes et Mémoires sur le Moyen-Orient (depuis 1933. In-4°, sans périodicité).

Publications du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1933. Sans périodicité).

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série C, Sciences de la Terre, Tome XLI

RECHERCHES SUR L'ANATOMIE ET LA SYSTÉMATIQUE DES CTÉNOTHRISSIFORMES ET DES PATTERSONICHTHYIFORMES (POISSONS TÉLÉOSTÉENS) DU CÉNOMANIEN DU LIBAN

par

Mireille GAUDANT*

SOMMAIRE

INTRODUCTION 8
I — Historique 8
II — Méthode de préparation 8
III — Méthode d'étude 9
IV — Formules 10
V — Abréviations 10

PREMIERE PARTIE

Ordre des CTENOTHRISSIFORMES Patterson 13
Famille des CTENOTHRISSIDAE Woodward 13
Genre CTENOTHRISSA Woodward 13
CTENOTHRISSA vexillifer (Pictet) 14
DESCRIPTION ANATOMIQUE 15
I — Forme générale du corps 15
II — Description du crâne 16
A. Le neurocrâne 16
B. Le splanchnocrâne 19
III — Description du squelette post-crânien 23
A. La colonne vertébrale 23
B. Les nageoires impaires 24
C. Le squelette appendiculaire 29

* Laboratoire de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.

Source MNHN, Paris

IV — Les écailles. 29

CTENOTHRISSA signifer Hay 30

DESCRIPTION ANATOMIQUE 31

ÉTUDE STATISTIQUE 31

Généralités 31

I — Étude des variables isolées 31

II — Analyse bivariable 35

Étude comparative de *Ctenothrissa signifer* et de *Ctenothrissa vexillifer* 37

I — Étude de la longueur standard 37

II — Étude du rapport hauteur maximale du tronc sur longueur standard 39

III — Étude du rapport longueur tête sur longueur standard 41

IV — Étude du rapport hauteur tête sur longueur tête 43

V — Position relative de la nageoire dorsale et des nageoires pelviennes. Étude du rapport longueur ante-dorsale sur longueur ante-pelviennes 44

Va — Étude du rapport longueur ante-dorsale sur longueur standard 46

Vb — Étude du rapport longueur ante-pelviennes sur longueur standard 47

VI — Étude du rapport longueur lepidotriches dorsaux sur hauteur maximale du trong. 49

VII — Étude de la longueur des lepidotriches pelviens 51

VII a — Étude de la longueur des lepidotriches pelviens par rapport à la longueur standard 51

VII b — Étude de la longueur ante-anale par rapport à la longueur standard 52

VII c — Étude de la longueur des lepidotriches pelviens par rapport à la longueur ante-anale 54

Conclusion générale 55

CTENOTHRISSA protodorsalis nov. sp. 56

DESCRIPTION ANATOMIQUE 57

I — Forme générale du corps 57

II — Description de la tête 57

III — Description du squelette post-granien 60

IV — Les écailles 61

AFFINITÉS 61

CTENOTHRISSA enigmatica nov. sp. 62

DESCRIPTION ANATOMIQUE 63

I — Forme générale du corps 63

Source MNHN, Paris

II — Description du crâne 63
A. Le neurocrâne 63
B. Le splanchnocrâne 64
III — Description du squelette post-crânien 66
A. La colonne vertébrale 66
B. Les nageoires impaires 66
C. Le squelette appendiculaire 68
IV — Les écailles 68

AFFINITÉS 68

Genre HETEROTHRISSA Nov. 71

HETEROTHRISSA signeuxae nov. sp. 71

DESCRIPTION ANATOMIQUE 72
I — Forme générale du corps 72
II — Description du crâne 72
A. Le neurocrâne 72
B. Le splanchnocrâne 74
III — Description du squelette post-crânien 76
A. La colonne vertébrale 76
B. Les nageoires impaires 76
C. Le squelette appendiculaire 79
IV — Les écailles 79

AFFINITÉS 80

Famille des AULOLEPIDAE Patterson 82

DEUXIEME PARTIE

Ordre des PATTERSONICHTHYIFORMES Gaudant 83

Famille des PATTERSONICHTHYIDAE Nov. 83

Genre PATTERSONICHTHYS Goody 83

PATTERSONICHTHYS delicatus Goody 84

DESCRIPTION ANATOMIQUE 84
I — Forme générale du corps 84
II — Description du crâne 84
A. Le neurocrâne 84
B. Le splanchnocrâne 87
III — Description du squelette post-crânien 90
A. La colonne vertébrale 90

Source MNHN, Paris

B. Les nageoires impaires 92
C. Le squelette appendiculaire 94
IV — Les écailles 95
Genre PHOENICOLEPIS Nov. 96
PHOENICOLEPIS arcuatus nov. sp. 96
DESCRIPTION ANATOMIQUE 97
I — Forme générale du corps 97
II — Description du crâne 97
A. Le neurocrâne 97
B. Le splanchnocrâne 98
III — Description du squelette post-crânien 100
A. La colonne vertébrale 100
B. Les nageoires impaires 100
C. Le squelette appendiculaire 103
IV — Les écailles 104
Genre HUMILICHTHYS Nov. 104
HUMILICHTHYS orientalis nov. sp. 104
DESCRIPTION ANATOMIQUE 105
I — Forme générale du corps 105
II — Description de la tête 105
A. Le neurocrâne 105
B. Le splanchnocrâne 105
III — Description du squelette post-crânien 108
A. La colonne vertébrale 108
B. Les nageoires impaires 110
C. Le squelette appendiculaire 112
IV — Les écailles 113
AFFINITÉS DES PATTERSONICHYIFORMES ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES 113
BIBLIOGRAPHIE 122

Source MNHN, Paris

RÉSUMÉ

L'étude anatomique détaillée des Poissons du Crétacé supérieur classés jusqu'à présent dans l'ordre des Cténothrissiformes, rend nécessaire de scinder ce dernier en deux Ordres : les Cténothrissiformes sensu stricto (C. PATTERSON, 1964) et les Pattersonichthyiformes (M. CAUDANT, 1976). Les premiers sont présents dans la faune turonienne de la Craie d'Angleterre, qui comprend à la fois des Ctenothrissidae et des Aulolepidae, ces familles composant à elles deux, l'Ordre des Cténothrissiformes sensu stricto. Cette faune, qui a déjà fait l'objet d'une description approfondie par C. PATTERSON en 1964, ne sera considérée ici qu'à titre de comparaison (bien que certaines précisions nouvelles soient mentionnées dans le texte).

Un ensemble plus varié et plus abondant, provient du Cénomanien du Liban. Il comprend des représentants de l'Ordre des Cténothrissiformes s.s. au sein duquel le genre *Ctenothrissa* est maintenant connu par 4 espèces (différentes des espèces de la Craie d'Angleterre) : *C. protodorsalis* nov. sp. et *C. enigmatica* nov. sp. s'ajoutant désormais à *C. vexillifer* (Pictet) et à *C. signifer* Hay dont l'abondance a rendu possible un traitement statistique.

Par ailleurs, l'Ordre des Pattersonichthyiformes comprend le genre *Pattersonichthys* Goody (placé à l'origine dans la famille des Aulolepidae) ainsi que deux genres nouveaux, *Phoenicolepis* et *Humilichthys*.

En conclusion est posé le problème des relations phylétiques de *Pattersonichthys* par rapport aux Cténothrissiformes et aux Myctophiformes. Les relations phylétiques de ces ordres et des Béryciformes seront précisées dans un prochain mémoire relatif à ce dernier groupe. D'ores et déjà, il apparaît que les Cténothrissiformes ne sont pas aussi proches des Béryciformes qu'on ne l'avait supposé jusqu'à présent. La persistance, chez les Cténothrissiformes de certains caractères inconnus, même chez les Béryciformes les plus primitifs (présence d'un supraorbital, persistance d'un urodermal) associés à d'autres caractères comme la configuration et l'articulation des nageoires impaires (p. 118) semblent en effet éloigner les Cténothrissiformes des Béryciformes.

Le genre *Pateroperca*, placé initialement dans la famille des Aulolepidae, est retiré de l'Ordre des Cténothrissiformes et sera décrit séparément.

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

I. — HISTORIQUE

Connus seulement dans le Turonien de la Craie d'Angleterre et dans le Cénomanien inférieur du Liban, l'ordre des Cténothrissiformes, érigé par C. PATTERSON en 1964, englobait deux familles : les Ctenothrissidae Woodward et les Aulolepidae Patterson. La première était représentée par le seul genre *Ctenothrissa* Woodward, comprenant 4 espèces : *C. radians* (Agassiz) et *C. microcephala* (Agassiz) de la Craie d'Angleterre, *C. vexillifer* (Pictet) et *C. signifer* Hay du Liban ; la famille des Aulolepidae comprenait alors les genres *Aulolepis* Agassiz (*A. typus* Agassiz de la Craie d'Angleterre) et *Pateroperca* Woodward dont l'unique espèce *P. libanica* Woodward provenait du Liban. Toutefois, après l'étude du squelette caudal axial, C. PATTERSON (1968 : 83) suggérait que *Pateroperca* et *Aulolepis* devaient appartenir à des familles différentes. En 1969, P. C. COODY ajoutait à cette famille le nouveau genre *Pattersonichthys*, représenté par une seule espèce : *P. delicatus* Coody du Cénomanien du Liban.

La position systématique de la famille des Ctenothrissidae a donné lieu à des interprétations diverses jusqu'à ce que C. PATTERSON (1964 : 371) la considère comme proche de l'origine des Acanthoptérygiens. En accord avec l'interprétation de C. PATTERSON, P. H. GREENWOOD & al (1966) érigèrent, à côté du super-ordre des Acanthoptérygiens, celui des Protacanthoptérygiens (comprenant les Salmoniformes, les Cétomimiformes, les Conorhynchiformes et les Cténothrissiformes). En 1971, D. E. ROSEN réexaminant le problème posé par la famille des Macristiidae, concluait (p. 20) que « The only taxonomic action that seems possible at this time is to recommend the transfer of the Ctenothrissiformes from the Protacanthopterygii to the Acanthopterygii adjoining the Beryciformes. » Deux ans plus tard cependant (1973 : 504), il estimait que les Cténothrissiformes crétacés, *Ctenothrissa* et *Aulolepis* « ... form a primitive sister-group of the Paracanthopterygii + Acanthopterygii », qu'il regroupe (p. 510) dans le clan des Acanthomorpha.

Après la découverte de deux nouveaux genres proches de *Pattersonichthys*, il est apparu nécessaire d'ériger le nouvel ordre des Pattersonichthyiformes (M. GAUDANT, 1976). Dans le présent mémoire, seront définies les relations existant entre les membres des Cténothrissiformes et des Pattersonichthyiformes. L'examen des relations phylétiques existant entre ces deux ordres et celui des Béryciformes, sera entrepris dans un prochain mémoire, actuellement en préparation.

II. — MÉTHODE DE PRÉPARATION

Le matériel étudié ici, provenant exclusivement des gisements de Hakel et de Hadjula (Liban), ne présente aucune difficulté majeure pour la préparation à l'acide acétique. Par conséquent, toutes les espèces décrites dans l'étude qui suit, le sont à partir d'individus inclus dans la résine et préparés à l'acide selon la méthode préconisée par H. A. TOOMBS (1948 et 1959) et H. A. TOOMBS & A. E. RIXON (1950).

Source : MNHN, Paris

III. – MÉTHODE D'ÉTUDE

A) ANATOMIE.

Trois termes nouveaux sont introduits dans la nomenclature du squelette caudal axial ; ce sont :

– *Le complexe uroterminal :* Il s'agit de l'ensemble constitué par la fusion de la vertèbre préurale 1 et de la vertèbre urale 1 (= *PU1* + *U1*).

– *Le complexe uro-pseudurostylaire :* Il comprend à l'ossification formée par la soudure de la vertèbre urale postérieure avec le pseudurostyle (tel que l'a défini Th. MONOD en 1968) (= *U2* + *Ur*, marqué parfois seulement *U2* sur les schémas).

– *Lo fenêtre caudale (fen.caud.) :* C'est un espace oblong, allongé, situé entre le dernier rayon marginal dorsal et le lépidotriche principal non bifurqué qui lui est accolé. De nombreux auteurs (H. A. HINDERSON, 1910, A. GRENHOLM, 1923, Th. MONOD, 1959, R. WINTERBOTTOM, 1973 *...) ont observé la musculature de la nageoire caudale. R. WINTERBOTTOM (p. 289) note la présence, outre les muscles interradialis reliant entre eux les principaux rayons caudaux, d'un « additional bundle of fibres, dorsally, which is entirely separated from the main part of the muscle (...) It usually interconnects only one or two rays, and has no ventral counterpart ». L'auteur signale que ce muscle impair est observable chez un grand nombre de poissons (élopoïdes, salmonidae, characidae, polymixiidae, centrarchidae, etc...). Dans le présent mémoire nous verrons que cette fenêtre, présente chez les Patersonichthyiformes, n'existe pas chez les Cténothrissiformes.

B) TRAITEMENT STATISTIQUE.

Pour l'étude morphométrique réalisée sur le genre *Ctenothrissa*, 10 mesures ont été nécessaires ; ce sont :

1) *Longueur totale du corps (L.T.) :* C'est la longueur mesurée de l'avant du museau à l'extrémité de la nageoire caudale. Cette valeur, qui donne la meilleure idée de la taille du Poisson, n'a pas été utilisée lors des calculs statistiques en raison des erreurs de mesure trop fréquentes et trop importantes dues à une nageoire caudale souvent tronquée ou repliée.

2) *Longueur standard (L.st.) :* Cette mesure faisant l'objet de définitions plus ou moins différentes selon les auteurs, il paraît préférable de la définir ici comme étant la longueur mesurée de l'extrémité antérieure de la tête à l'extrémité postérieure du plus long des hypuraux soutenant la nageoire caudale. Cette nageoire servira de référence à tous les calculs statistiques.

3) *Hauteur maximale du tronc (H.tr) :* Etant donné les déformations possibles, lors de la fossilisation, de la cavité abdominale, la hauteur du tronc a été mesurée du point le plus élevé de la ligne du dos jusqu'à la tangente au corps, passant par la base du complexe hémaxamal (J. BLOT, 1968).

4) *Hauteur maximale de la tête (H.t) :* C'est, par définition, la distance mesurée du sommet de la tête jusqu'à son point le plus bas (angle postéro-inférieur de la mandibule). Néanmoins, ayant remarqué que la crête supraoccipitale pouvait être plus ou moins couchée lors de la fossilisation, il est préférable d'éliminer cette cause d'erreur en considérant comme apex de la tête, le point le plus élevé des frontaux en avant de la crête.

5) *Longueur de la tête (L.t) :* C'est la longueur mesurée de l'avant des prémaxillaires au point le plus postérieur de l'opercule.

* Ces muscles « interradialis » ont été décrits par de nombreux auteurs sous des noms différents. R. WINTERBOTTOM (1973 : 288) donne à leur sujet une liste exhaustive.

Source MNHN, Paris

6) *Longueur anté-dorsale (L.a.D) :* Distance mesurée depuis la partie la plus antérieure de la tête jusqu'à la base du premier lépidotriche dorsal; cette mesure étant faite parallèlement à l'axe du corps.

7) *Longueur anté-anale (L.a.A) :* Distance mesurée depuis la partie la plus antérieure de la tête jusqu'à la base du premier lépidotriche anal; cette mesure étant faite parallèlement à l'axe du corps.

8) *Longueur anté-pelviennes (L.a.P) :* Distance mesurée depuis la partie la plus antérieure de la tête jusqu'au point d'insertion des nageoires pelviennes; cette mesure étant faite parallèlement au corps.

9) *Longueur des lépidotriches de la nageoire dorsale (L.lep.D) :* C'est la longueur du plus grand lépidotriche de la nageoire dorsale quelle que soit sa position (qui sera alors précisée).

10) *Longueur des lépidotriches des nageoires pelviennes (L.lep.P) :* C'est la longueur du plus grand lépidotriche de la nageoire.

IV. — FORMULES

Pour les nageoires paires, la notation utilisée sera la suivante :

exemple fictif : I-V + 2-3 + 15-18/(18-22)

ce qui signifie que la nageoire présente, suivant les cas, de 1 à 5 épines suivies de 2 à 3 rayons mous, non épineux, articulés ou non mais jamais bifurqués, suivis de 15 à 18 rayons articulés et bifurqués; l'ensemble étant soutenu par 18 à 22 axonostes proximaux. En règle générale, toutes les combinaisons sont possibles entre les chiffres limites indiqués. Dans le cas contraire, si une combinaison n'a jamais pu être observée, cette particularité sera signalée lors de la description détaillée.

Pour la nageoire caudale la notation utilisée sera la suivante :

exemple : (3 — 2) + 1 + 9/8 + 1 + (2 — 2)

ce qui signifie que le lobe dorsal est précédé par 5 rayons marginaux dont les 3 antérieurs seulement ne sont pas articulés (sans être des épines vraies). Ils sont suivis d'un rayon principal segmenté mais non bifurqué (généralement le plus long) puis de 9 lépidotriches bifurqués. Le lobe ventral se compose de 8 lépidotriches articulés et bifurqués, suivis d'un rayon principal non bifurqué et de 4 rayons marginaux ventraux dont les deux antérieurs ne sont pas articulés.

V. — ABRÉVIATIONS

— Ang	— angulaire
— Ant	— antorbital
— axo.dis	— axonoste distal
— axo.pr	— axonoste proximal
— Bs	— basisphénoïde
— b.tr.Mx	— bourrelet transverse du maxillaire
— c.art.La-Ethm.lat	— condyle articulaire de l'ethmoïde latéral pour le lacrymal
— CHy1	— cératohyal proximal
— CHy2	— cératohyal distal
— Cl	— cleithrum
— Cor	— coracoïde
— c.Pop	— canal préoperculaire
— c.s.o	— canal supraorbitaire
— Dart	— dermarticulaire
— Dent	— dentaire
— Dist P-A	— distance pelviennes-anale
— Dpal	— dermopalatin
— Ecpt	— ectoptérygoïde

Source : MNHN, Paris

– Enpt	– entoptérygoïde
– Ep 1-3	– épuraux 1 à 3
– Eph	– épihyal
– Epo	– épiotique
– Ethm.lat	– ethmoïde latéral
– Exo	– exoccipital
– f.ant.La	– facette du lacrymal pour l'antorbital
– fen.caud	– fenêtre caudale
– fo.c.s.o	– foramen du canal supraorbitaire
– fen.a.h	– fenêtre de l'artère hyoïdienne
– f.pr.mx.Dpal	– facette pour l'articulation du processus maxillaire du dermopalatin.
– f.pr.mx.La	– facette pour l'articulation du processus maxillaire du lacrymal.
– f.pt	– fosse posttemporale
– Fr	– frontaux
– g.a.h	– gouttière de l'artère hyoïdienne
– g.li.Mx	– gouttière ligamentaire du maxillaire
– H.ma.tr	– hauteur maximale du tronc
– Hmd	– hyomandibulaire
– h.PU2-3...	– épine hémale de la vertèbre préurale 2, 3...
– H.tête	– hauteur de la tête
– Hy1,2,...	– hypural 1,2,..
– Hyp.d	– hypohyal dorsal
– Hyp v	– hypohyal ventral
– Iop	– Interopercule
– Iorb1	– premier infraorbital = lacrymal
– Iorb 2,3...	– infraorbital 2,3...
– La	– lacrymal
– L.anté A	– longueur anté-anale
– L.anté D	– longueur anté-dorsale
– L.anté P	– longueur anté-pelviennes
– lep	– lépidotriche
– lep.art	– lépidotriche articulé
– L.lep.D	– longueur des lépidotriches dorsaux
– L.lep.P	– longueur des lépidotriches pelviens
– L.st	– longueur standard
– L.tête	– longueur de la tête
– Md	– mandibule
– Mesth	– mésethmoïde
– Mpt	– métaptérygoïde
– Maxillaire	– maxillaire
– Na	– nasal
– nag.pelv	– nageoire pelvienne
– n.PU2,3...	– épine neurale de la vertèbre préurale 2,3...
– Obs	– orbitosphénoïde
– Op	– opercule
– o.pelv	– os pelvien
– Pa	– pariétal
– PCl.d	– postcleithrum dorsal
– PCl.v	– postcleithrum ventral
– PHy	– parhypural
– pl.d.d	– plaque dermique dorsale
– pl.d.v	– plaque dermique ventrale
– Pls	– pleurosphénoïde
– Pop	– préopercule
– prd	– prédorsaux
– pr.a.Cor	– processus antérieur du coracoïde
– pr.alv.Pmx	– processus alvéolaire du prémaxillaire

Source MNHN, Paris

– pr.art.Mx	– processus articulaire du maxillaire
– pr.art.Pmx	– processus articulaire du prémaxillaire
– pr.asc.Pmx	– processus ascendant du prémaxillaire
– pr.desc.a.Hmd	– processus descendant antérieur de l'hyomandibulaire
– pr.desc.p.Hmd	– processus descendant postérieur de l'hyomandibulaire
– pr.épo.Pt	– processus épiotique du posttemporal
– pr.int.Pt	– processus intercalaire du posttemporal
– Pro	– prootique
– pr.op	– processus opercularis
– pr.p.Cor	– processus postérieur du coracoïde
– p.sens	– pore sensoriel
– Psph	– parasphénoïde
– Pt	– posttemporal
– Pto	– ptérotique
– PU1 + U1	– complexe uroterminal
– PU2,3,...	– vertèbre préurale 2,3,...
– Ra	– radial
– R.br	– rayon branchiostège
– r.m.d	– rayon marginal dorsal
– r.m.v	– rayon marginal ventral
– S	– symplectique
– s.b	– stylet osseux
– Sca	– scapula
– SCl	– supracleithrum
– s.méd.Mx	– saillie médiane du maxillaire
– Smx1	– supramaxillaire antérieur
– Smx2	– supramaxillaire postérieur
– So	– supraorbital
– Socc	– supraoccipital
– Sop	– sousopercule
– S.o.s	– méplat suboculaire (= subocular-shelf)
– Spo	– sphénotique
– St	– stégural
– Stp	– supratemporal
– t.Hmd	– tête hyomandibulaire
– U2 + Ur	– complexe uro-pseudurostylaire
– Ud	– urodermal
– Un	– uroneural
– Urh	– urohyal
– Vo	– vomer

Source : MNHN, Paris

PREMIÈRE PARTIE

Division des TELEOSTEI (selon C. Nelson, 1969)

Cohorte des EUTELEOSTEI (P. H. Greenwood & al..., 1967)
Clan des ACANTHOMORPHA (D. E. Rosen, 1973)

Ordre des CTÉNOTHRISSIFORMES, C. Patterson, 1964 : 218.

— Diagnose émendée :

Cf. C. Patterson (1964 : 218).

Toutefois il est nécessaire de supprimer la référence à un corps modérément élevé et comprimé. Il faut en outre préciser qu'il existe un supraorbital. Il convient enfin d'ajouter les deux caractères suivants : « lacrymal articulé avec l'ethmoïde latéral » et « nageoires pelviennes composées de 8 lépidotriches ».

Famille des CTENOTHRISSIDAE A. S. Woodward, 1901 : 120.

— Diagnose émendée :

d'après C. Patterson, 1964 : 218.

Os de la tête ornementés ou lisses — séparation des pariétaux sur au moins la moitié de leur longueur — dentition réduite — basibranchiaux sans dents — nageoires pelviennes thoraciques longues — écailles cténoïdes.

Genre CTENOTHRISSA A. S. Woodward, 1899.

1899 — *CTENOTHRISSA* : A. S. Woodward, p. 490.
1900 — *AEOTHRISSA* : H. E. Sauvage, p. 113.
1901 — *CTENOTHRISSA* Woodward : A. S. Woodward, p. 210.
1964 — *CTENOTHRISSA* Woodward : C. Patterson, p. 218.

— Diagnose émendée :

Ctenothrissidae dont les os de la tête sont toujours plus ou moins ornementés — pariétaux presque complètement séparés par le supraoccipital — processus ascendant du prémaxillaire massif — mandibule haute et courte amenant l'articulation quadrato-mandibulaire en avant de la moitié de l'orbite — denture

Source : MNHN, Paris

formée de petites dents villiformes — parasphénoïde courbe — nageoires pelviennes longues en position thoracique — écailles cténoïdes à surface lisse ou épineuse.

Espèce-type : Ctenothrissa vexillifer (Pictet) du Cénomanien inférieur de Hakel (Liban).

Le genre *Ctenothrissa* était représenté jusqu'à présent par 4 espèces : 2 en provenance du Turonien de la Craie d'Angleterre (*C. radians* Agassiz et *C. microcephala* Agassiz) et 2 connues dans le Cénomanien du Liban (*C. vexillifer* (Pictet) et *C. signifer* Hay). Les espèces de la Craie d'Angleterre ont été parfaitement décrites et figurées par C. PATTERSON (1964 : 218). Cependant, il ressort d'observations personnelles faites au British Museum, au cours de la préparation de ce mémoire, que *C. radians* et *C. microcephala* diffèrent des espèces libanaises par deux caractères supplémentaires qu'il est intéressant de rajouter à leur diagnose (cf. C. PATTERSON, 1964 : 218 et 240); ce sont :

1) Le sousopercule de ces deux formes n'est pas recouvert d'écailles et de ce fait présente une ornementation de rides alors que le sousopercule de *Ctenothrissa vexillifer* et de *Ctenothrissa signifer* est parfaitement lisse et est recouvert, généralement, par deux écailles.

2) Les écailles présentent à leur surface une série de petites rides perpendiculaires au bord postérieur, et continuant chaque épine de ce bord; ces rides s'effacent rapidement à la surface de l'écaille. Les écailles de *Ctenothrissa vexillifer* sont entièrement lisses en surface, tandis que celles de *Ctenothrissa signifer* sont recouvertes de petites épines.

CTENOTHRISSA vexillifer (Pictet).

Fig. 1-4-6-8-9-11, Pl. I, fig. 1-2-3.

1850 — *Beryx vexillifer* : F. J. Pictet, p. 8, Pl. 1, fig. 1.
1887 — *Beryx ovalis* : J. W. Davis, p. 508, Pl. XXVII, fig. 4.
1899 — *Ctenothrissa vexillifer* (Pictet) : A. S. Woodward, p. 490.
1903 — *Ctenothrissa ovalis* (Davis) : O. P. Hay, p. 448.
1964 — *Ctenothrissa vexillifer* (Pictet) : C. Patterson, p. 367.

— *Diagnose émendée :*

Poisson dont la longueur totale ne dépasse pas 70 mm — os de la tête très faiblement ornementés — mandibule ne possédant des dents que sur le 1/4 antérieur du processus alvéolaire du dentaire — opercule et sousopercule sans ornementation, recouverts d'écailles — 30-31 vertèbres — extrémités distales des lépidotriches des nageoires pelviennes dépassant de peu l'origine de la nageoire anale — nageoire dorsale débutant en arrière des nageoires pelviennes et comprenant le plus souvent 19 rayons — longueur des lépidotriches de la nageoire dorsale inférieure à la hauteur maximale du tronc — 9 écailles dans chaque série verticale, à surface entièrement lisse.

— *Holotype :* Poisson incomplet, Muséum d'Histoire Naturelle de la ville de Genève (Suisse).

— *Matériel :*

Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (M.N.H.N.P.).

1939 — 13 — ..., 17 spécimens, Collection C. Arambourg.
1946 — 17 — ..., 41 » » »
HAK — 73 — ..., 32 » » M. Caudant
HAK — 74 — ..., 6 » » »

Muséum d'Histoire Naturelle de la ville de Lyon (M.H.N.L.).

7 spécimens, Collection L. Lortet.

American University of Beirut (A.U.B.).

68 spécimens, Day Collection & Bird Collection.

Source : MNHN, Paris

British Museum (Natural History) of London (B.M.).

24 spécimens, Lewis collection.

Royal Scottish Museum of Edinburgh (R.S.M.).

4 spécimens.

Musée d'Histoire Naturelle de la ville de Lausanne.

1 spécimen.

Muséum d'Histoire Naturelle de la ville de Genève (Suisse).

3 spécimens (dont l'holotype).

American Museum of Natural History of New York (A.M.N.H.).

37 spécimens.

Museum of Comparative Zoology of Harvard College (M.C.Z.).

4 spécimens.

Field Museum of Natural History of Chicago (UC ou PF ou CM).

4 spécimens.

Peabody Museum of Natural History of Yale University (PM).

1 spécimen.

Paläontologisches Museum, Berlin.

6 spécimens.

— *Horizon et gisement :* Cénomanien moyen de Hakel (Liban).

— *Mensurations :* cf. p. 31 ; étude statistique.

— *Formules :*

C.V. = 13-14 + 17
D = 4 + 13-16/(17-20)
A = 2 + 11-12/(13-14)
Pect = 1 + 13
Pelv = I + 8
Caud = (3 + 2) + I + 9/8 + I + (2 + 3)
Smith & Bailey = 0 — 0 — 0 — 1 — — —

DESCRIPTION ANATOMIQUE

I — FORME GÉNÉRALE DU CORPS

Petit poisson de forme générale oblongue, dont la longueur totale n'excède pas 70 mm. La hauteur maximale du tronc, située juste en arrière de la tête est comprise environ 3 fois dans la longueur standard. La nageoire dorsale est insérée en arrière des nageoires pelviennes, tandis que la nageoire anale débute après l'extrémité postérieure de la nageoire dorsale. Les nageoires pelviennes sont insérées sous les pectorales et l'extrémité postérieure de leurs lépidotriches dépasse légèrement le début de la nageoire anale. La nageoire caudale est fourchue. Tout le corps est recouvert d'écailles cténoïdes.

Source MNHN, Paris

II — DESCRIPTION DU CRÂNE

A. LE NEUROCRÂNE (Fig. 1-2-3).

Dorsalement le neurocrâne est formé pour sa plus grande partie par les frontaux (*Fr*). Étroits à l'avant, ils s'élargissent assez fortement vers l'arrière. Postérieurement, ils présentent une large échancrure en V couché, correspondant à la partie antérieure de la fosse posttemporale (*f.pt*). Celle-ci est légèrement recouverte par une zone osseuse mince appartenant aux frontaux. Le canal sensoriel (*c.s.o*) court dans une gouttière fermée dans la partie latéro-inférieure des frontaux : deux canalicules s'en détachent postérieurement et s'ouvrent chacun par un pore, petit pour le canalicule antérieur, très large pour l'autre. Une petite fenêtre ronde est visible au centre du canalicule postérieur.

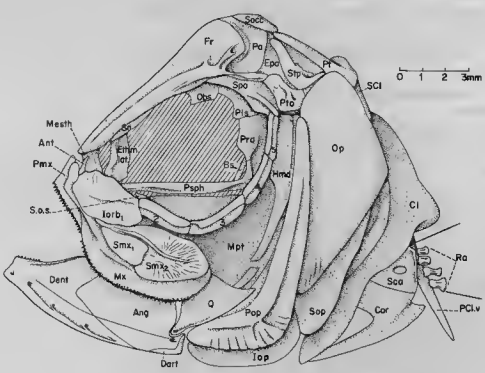


FIG. 1. — *Gleunthrissa vexillifer* (Pictet) · Reconstitution de la tête en vue latérale (× 6 env.).

En vue latérale, les pariétaux (*Pa*) paraissent presque complètement séparés par le supraoccipital (*Socc*). Antérieurement, ils sont bordés le long des frontaux, par un bourrelet bien marqué. Postérieurement ils sont en contact avec les épiotiques (*Epo*) : ceux-ci, grossièrement quadrangulaires, ne sont accolés au supraoccipital, que sur une faible partie de celui-ci. Une petite surface aplanie sert de facette d'articulation au posttemporal.

Séparant les pariétaux, le supraoccipital (*Socc*) connaît un certain développement. La crête supraoccipitale est basse et ne dépasse que de très peu la partie la plus haute des frontaux.

De forme trapézoïdale, plus hauts que longs, les ptérotiques (*Pto*) contribuent chacun par leur bord dorsal, au plancher de la fosse posttemporale, tandis que leur bord inférieur entre pour plus de la moitié dans la facette d'articulation de l'hyomandibulaire. La fosse pour le muscle dilatateur n'est pas très développée.

Source : MNHN, Paris

Le sphénotique (*Spo*) connaît un très fort développement. Il participe pour un peu moins de la moitié à l'articulation de l'hyomandibulaire. Un bourrelet longitudinal médian court sur la partie postérieure de l'os et servait à accroître l'insertion du muscle adducteur de l'arc palatin (C. PATTERSON, 1964 : 228). Le 5e infraorbital vient s'appuyer sur ce processus.

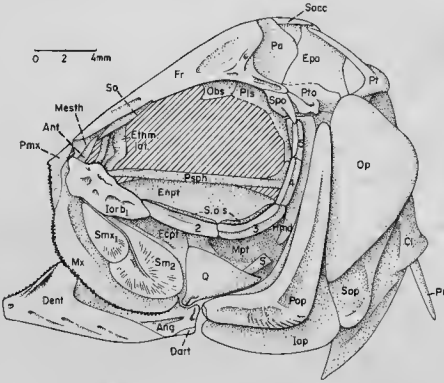


FIG. 2. — *Ctenothrissa signifer* Hay : Reconstitution de la tête en vue latérale (× 4 env.).

À la partie antérieure du neurocrâne, le mésethmoïde (*Mesth*) est bien ossifié. Sa partie supérieure forme un large processus aplati qui s'accole sous la partie antérieure des frontaux. Ventralement, la partie principale de l'os émet deux processus trapézoïdaux, latéraux, qui viennent s'articuler avec le vomer.

L'ethmoïde latéral (*Ethm.lat*) est formé d'un bourrelet sinusoïdal antérieur, s'articulant avec une facette du dermopalatin, doublé sur toute sa hauteur par une plaque osseuse fine, située postérieurement.

Le vomer (*Vo*) est observable sur *Ctenothrissa signifer* : le corps de l'os, court et massif, comme chez *Ctenothrissa radians* de la Craie d'Angleterre, se prolonge par un processus postérieur, qui se glisse sous le parasphénoïde sur une longueur égale au 1/3 de la longueur de ce dernier. Latéralement par rapport au corps de l'os, partent deux processus alaires qui présentent des surfaces de contact avec le dermopalatin (*f.dpal.Vo*). Recouvrant tout le bord antérieur de la partie antérieure et des deux ailes précédemment décrites, existe une plaque dentée en forme de U. Cette zone dentée est nettement plus importante que celle décrite par C. PATTERSON (1964 : 224) chez *Ctenothrissa radians*.

Le parasphénoïde (*Psph*) est long. Il traverse horizontalement l'orbite dans son 1/3 inférieur et se recourbe vers le haut postérieurement, comme chez les formes de la Craie d'Angleterre.

À l'intérieur de l'orbite, l'orbitosphénoïde (*Obs*) bien ossifié, laisse le passage à sa partie antérieure, au nerf olfactif I (*n.I*). Il s'unit au pleurosphénoïde (*Pls*) dont les limites sont généralement imprécises. Les prootiques (*Pro*) sont des os larges et bien ossifiés, de structure très complexe, difficilement visible. Antéro-ventralement, on distingue un processus tubulaire qui rejoint le processus ascen-

Source : MNHN, Paris

dans du parasphénoïde. Au départ de ce processus, le foramen de l'artère orbitale est le seul orifice nettement interprétable. Le basisphénoïde (*Bs*) observable par son processus médian, entre en contact avec le parasphénoïde.

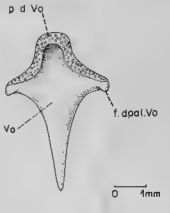


Fig. 3. — *Ctenothrissa signifer* Hay : Vomer en vue ventrale (× 8,5 env.). D'après l'individu HDJ-73-82 (M.N.H.N.P.).

La série infraorbitaire est composée de 6 os : l'antorbital (*Ant*), l'infraorbital 1 ou lacrymal (*Iorb1*) et 4 infraorbitaux (*Iorb 2 à 5*), auxquels s'ajoute le supraorbitaire (*So*). C. PATTERSON (1964 : 223 et 250) décrit sous le nom d'antorbital (marqué *So* sur les figures 3, 4 et 14) un petit os de forme allongée qui s'articule avec le frontal : reconnaissant une profonde gouttière à la partie antérieure de cet os et considérant qu'elle devait recevoir la partie terminale du canal infraorbitaire en provenance du lacrymal, il interprète cet os comme étant l'homologue de l'antorbital d'*Amia* ou d'*Elops*. L'examen des pièces du British Museum ne m'a pas permis d'observer la gouttière décrite par C. PATTERSON. Par ailleurs, *Ctenothrissa vexillifer* et *Ctenothrissa signifer* présentent toutes deux, un petit os de forme allongée, lisse, sans trace de canal ou de pore, situé latéralement par rapport au frontal, juste au niveau de l'ethmoïde latéral et qui peut être comparé au supraorbital existant chez de nombreux téléostéens plus primitifs tels que les Élopiformes (P. L. FOREY, 1973) ou Salmoniformes (C. PATTERSON, 1970). En conséquence, je considère l'os décrit par C. PATTERSON chez *Ctenothrissa radians* et *Aulolepis typus* comme étant un supraorbital. D'autre part, un antorbital (*Ant*) est observable chez les deux *Ctenothrissa* du Liban. C'est un petit os allongé, élargi à sa base, qui s'articule avec une facette située du côté interne à l'angle antérodorsal du lacrymal. Le canal sensoriel n'est pas visible, et on peut douter de son existence. De même, il semble qu'il n'y avait aucune relation entre l'antorbital et le supraorbital, ces deux os, et plus particulièrement l'antorbital, étant en voie de régression. Chez *Ctenothrissa signifer*, l'antorbital connaît un plus grand développement, et sa partie supérieure vient très près (au contact ?) de la partie antérieure du supraorbital mais, ici non plus, aucune trace sensorielle n'a pu être mise en évidence chez aucun des deux os.

L'infraorbital antérieur ou lacrymal (*Iorb 1*) est un os rectangulaire à bords convexes, dont la hauteur est deux fois plus grande que celle des autres infraorbitaux (*Iorb 2 à 5*), étroits et longs. Le canal infraorbitaire (*c.i.o*) court dans une gouttière qui, située le long du bord supérieur des infraorbitaux, est recouverte par un rebord osseux très fin. Au niveau du lacrymal, le canal s'abaisse vers la partie centrale de l'os, et se divise en deux diverticules, dont l'un part en direction de l'antorbital (mais n'est pas visible chez ce dernier). Chez *Ctenothrissa signifer*, 4 diverticules sont observables, formant un fort relief à la surface du lacrymal. Un méplat suboculaire (*s.o.s*) n'a pu être observé que sur l'infraorbital 2. C. PATTERSON signale, chez *Ctenothrissa radians*, la présence d'un méplat suboculaire sur les deux premiers infraorbitaux (correspondant aux infraorbitaux 2 et 3). Chez *Ctenothrissa vexillifer*, développé irrégulièrement, il semble même déborder sur le lacrymal. Chez *Ctenothrissa signifer*, il existe avec une même largeur, sur toute la longueur de l'infraorbital 2.

Source : MNHN, Paris

B. LE SPLANCHNOCRÂNE

1) RÉGION PTÉRYGO-CARRÉE.

Le carré (*Q*), de forme classique, est incliné vers l'arrière à 45° environ, ce qui amène le condyle articulaire à la verticale du milieu de l'orbite. Il est accolé étroitement au métaptérygoïde (*Mpt*), ce qui diffère des observations faites chez *Ctenothrissa radians* par C. PATTERSON (1964 : 231) où le métaptérygoïde, peu ossifié, n'est réuni au carré et à l'hyomandibulaire que par des plages importantes de cartilage. Par cette ossification plus développée du métaptérygoïde, *Ctenothrissa vexillifer* se rapproche davantage du genre *Aulolepis* (C. PATTERSON 1964 : 255), impression que l'on retrouvera plus d'une fois lors de cette description.

L'entoptérygoïde (*Enpt*) est un os d'assez grande taille, peu épais, de forme ovalaire, allongé transversalement. Une petite plaque dentée, de forme allongée, est disposée parallèlement à son bord postéro-ventral.

L'ectoptérygoïde (*Ecpt*), dont les deux branches forment entre elles un angle d'environ 130°, est généralement mal conservé dans sa partie antérieure. De ce fait il est impossible de savoir s'il existait une plaque dentée comme chez les formes de la Craie d'Angleterre.

Le dermopalatin (*Dpal*) n'est observable que chez *Ctenothrissa signifer*. Comme chez les espèces de la Craie d'Angleterre, il est peu développé. Une zone finement dentée est présente le long de son bord inférieur. Le processus maxillaire (*pr.mx.Dpal*) est large.

2) LA MÂCHOIRE SUPÉRIEURE (Fig. 4-5).

Le prémaxillaire (*Pmx*) est un os court et épais, se rapprochant très fortement de celui d'*Aulolepis typus* (C. PATTERSON, 1964 : 256), avec son processus alvéolaire (*pr.alv.Pmx*) allongé, égal à environ 1,5 fois la hauteur du processus ascendant (*pr.asc.Pmx*). Ce dernier fait un angle d'environ

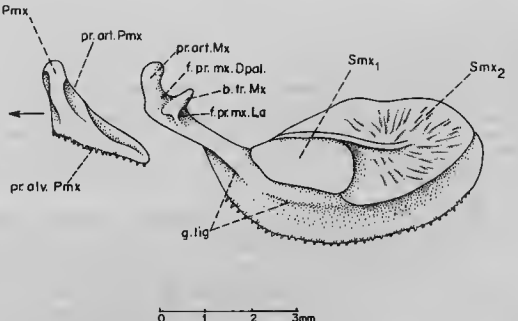


FIG. 4. — *Ctenothrissa vexillifer* (Pictet) : Mâchoire supérieure en vue latérale (× 12 env.). D'après l'individu HAK-73-40 (M.N.H.N.P.).

Source : MNHN, Paris

75° avec le corps de l'os (60° chez *Ctenothrissa radians*, pour une longueur égale des deux processus). En arrière, mésialement par rapport au processus ascendant, et accolé à lui, s'observe un petit processus articulaire (*pr.art.Pmx*) qui permet l'articulation avec le maxillaire. A la base du processus ascendant, on remarque une gouttière sensiblement parallèle au bord alvéolaire de l'os, dans laquelle vient se placer la partie antérieure du maxillaire. Le bord alvéolaire présente plusieurs rangées de petites dents coniques : très petites et émoussées chez *Ctenothrissa vexillifer*, elles sont plus développées chez *Ctenothrissa signifer*, alors que chez *Ctenothrissa microcephala*, les dents, plus fortes, épaisses et régulièrement espacées, rappellent celles du genre *Heterothrissa* (p. 74).

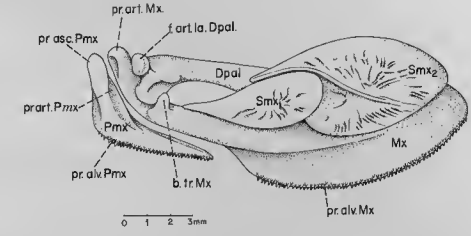


FIG. 5. — *Ctenothrissa signifer* Hay : Mâchoire supérieure en vue latérale (× 6 env.). D'après l'individu HDJ-73-82 (M.N.H.N.P.).

Le maxillaire (*Mx*) peut être divisé en deux parties nettement distinctes : la partie antérieure, très semblable à celle d'*Aulolepis typus*, présente un processus articulaire (*pr.art.Mx*) étroit, permettant l'articulation avec le vomer, suivi vers l'arrière par une large dépression dans laquelle devait venir s'insérer le processus maxillaire du dermopalatin (*pr.mx.Dpal*). Les mouvements de ce processus étaient limités postérieurement par un bourrelet transversal (*b.tr.Mx*) bien développé. Comme chez *Ctenothrissa radians*, les parties antérieures des maxillaires devaient se rejoindre (formant une pièce unique), contrairement à *Aulolepis typus* (C. PATTERSON, 1964 : 257). En effet, chez presque tous les individus de *Ctenothrissa signifer* chez qui les maxillaires ont pu être observés, il est remarquable de trouver ces deux os toujours en connection. Aucune épine ornementale n'est visible comme chez *Ctenothrissa radians*. De forme trapue, la partie postérieure du maxillaire est, par contre, semblable à celle de *Ctenothrissa radians*. C'est une plaque ovale, large, dont le bord inférieur est orné d'une rangée de petites dents identiques à celles observées sur le prémaxillaire. La zone osseuse intermédiaire qui relie les deux parties précédemment décrites, est longue et étroite comme chez *Aulolepis typus* : elle se prolonge à la surface de la plaque postérieure par un bourrelet qui s'estompe progressivement jusqu'au niveau du supramaxillaire postérieur : ce bourrelet délimite une dépression servant à l'insertion du muscle adducteur.

Le maxillaire porte deux supramaxillaires : le supramaxillaire antérieur (*Smx 1*), petit, de forme ovalaire, s'encastre exactement dans le supramaxillaire postérieur (*Smx 2*). Ce dernier, nettement plus grand (environ 3 fois), présente un processus antérieur qui longe dorsalement le supramaxillaire 1 sur toute la longueur de celui-ci. Le long du bord inférieur de ce processus, s'observe nettement un fin bourrelet, qui se prolonge, sans se dédoubler, sur le supramaxillaire postérieur et s'estompe doucement.

Si la forme des deux supramaxillaires se rapproche de ce que l'on connaît chez *Aulolepis typus*, ces os en diffèrent cependant par le fait que le supramaxillaire postérieur porte une ornementation faite de rides rayonnantes. Chez *Ctenothrissa radians* et *Ctenothrissa microcephala*, cette ornementation, qui existe par ailleurs également sur le supramaxillaire antérieur, est nettement plus forte.

Source : MNHN, Paris

3) LA MANDIBULE (Fig. 6).

Elle est courte et haute. Le dentaire (*Dent*) en forme de Y est le seul os à participer au bord alvéolaire. Il porte plusieurs séries de dents, petites, pointues et régulièrement espacées, semblables à celles de la mâchoire supérieure, et visibles en vue latérale, seulement dans la région symphysaire sur une longueur égale au 1/4 de la longueur du bord oral. Un bourrelet prend naissance sur la face externe du bord alvéolaire et remonte vers l'arrière en cachant les dernières dents. (*Ctenothrissa vexillifer* se rapproche plus par ce caractère de *Ctenothrissa radians* que de *Ctenothrissa microcephala* chez qui les dents garnissent plus de la moitié de la longueur du processus alvéolaire). Chez *Ctenothrissa signifer*, les proportions de la mandibule sont légèrement différentes , celle-ci étant relativement moins haute que chez les autres formes. *Ctenothrissa signifer* est la seule espèce chez qui les dents sont portées par toute la longueur du processus alvéolaire du dentaire. Néanmoins, celles-ci ne sont visibles, en vue externe, que sur le 1/3 antérieur du bord alvéolaire. Plus en arrière, elles sont cachées par un bourrelet identique à celui décrit précédemment chez *Ctenothrissa vexillifer*. A la base du processus coronoïde, juste en avant du bourrelet et en dessous, se trouve une profonde dépression ovalaire, que l'on retrouve chez d'autres formes, par exemple chez *Caudryella* (C. PATTERSON, 1970 : 221) et qui servirait à l'insertion des ligaments antérieurs maxillo-mandibulaires. Une telle dépression n'existe pas chez *Pattersonichthys*.

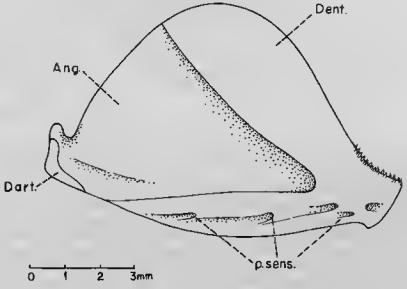


FIG. 6. — *Ctenothrissa vexillifer* (Pictet) : Mandibule en vue latérale (× 9 env.). D'après l'individu HAK-73-40 (M.N.H.N.P.).

Le canal mandibulaire (*c.md*) court dans un tube fermé, le long du bord inférieur de la mandibule, et s'ouvre par 5 pores : un situé à la symphyse, 3 le long du bord inférieur du dentaire (ces 3 pores présentent ventralement une épine ossifiée dirigée vers l'arrière) et le dernier au niveau du condyle quadrato-mandibulaire.

L'angulaire (*Ang*) forme la partie postérieure du processus coronoïde. L'angle postéro-ventral de l'angulaire est coiffé d'un petit dermarticulaire (*Dart*) en forme de V très court. Chez *Ctenothrissa signifer* le dermarticulaire est beaucoup plus plat en vue externe. Il ne coiffe pas l'angle postéro-inférieur de l'angulaire mais occupe seulement le bord inférieur de cet angle.

Source : MNHN, Paris

4) Arc hyoïde et rayons branchiostèges (Fig. 7).

L'hyomandibulaire (*Hmd*) est très semblable à celui d'*Aulolepis typus*. Très allongé et légèrement courbé vers l'avant, il est placé verticalement. La tête est simple. La branche verticale se divise en deux : une partie antérieure, fine, forme un léger processus qui se dirige mais sans l'atteindre, vers le métaptérygoïde : une petite zone cartilagineuse devait relier ces deux os. La partie postérieure, séparée de la précédente par une fine crête longitudinale, forme une branche longue et étroite qui se dirige vers le symplectique (*S*). Ce dernier est long et fort et dépasse nettement le bord supérieur du carré. On remarque que, chez *Ctenothrissa radians*, l'hyomandibulaire est nettement plus étroit et ne possède pas le processus métaptérygoïdien précédemment décrit.

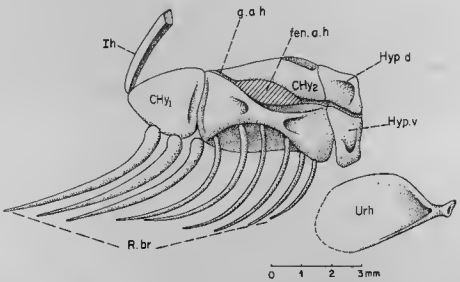


Fig. 7. — *Ctenothrissa signifer* Hay : Arc hyoïde en vue latérale (× 8 env.). D'après l'individu HDJ-73-80 (M.N.H.N.P.).

L'interhyal (*Ih*) est un petit os parallélépipédique légèrement courbe : il est observable chez *Ctenothrissa signifer* (fig. 7) ainsi que les autres composants de l'arc hyoïde.

Le cératohyal proximal (*Chy 1*), triangulaire à angles arrondis, présente à sa partie antéro-supérieure une gouttière qui correspond à l'artère hyoïdienne. Celle-ci se prolonge sur le cératohyal distal (*Chy 2*) et traverse une large fenêtre ovale puis se dirige vers les deux hypohyaux. La zone du cératohyal en forme de sablier présente à sa partie inférieure une lamelle osseuse sur laquelle viennent s'appuyer 4 des rayons branchiostèges (*R.br*). Ceux-ci, ainsi que les 2 premiers, articulés à l'avant du cératohyal distal, sont fins. Le 7e rayon branchiostège s'articule à la limite cératohyal distal-proximal et les deux derniers sur le cératohyal proximal : ces rayons branchiostèges sont légèrement quoique nettement, élargis.

L'hypohyal dorsal (*Hyp.d*), losangique, est plus petit que l'hypohyal ventral (*Hyp.v*) rectangulaire. L'artère hyoïdienne entre par un pore au centre de l'hypohyal ventral et se dirige vers la limite entre les deux hypohyaux par un fin canal fermé.

L'urohyal (*Urh*) ovalaire présente un fort processus antérieur sur lequel s'insèrent les ligaments qui le rattachent aux hypohyaux. Le bord inférieur est épaissi, au moins dans sa zone antérieure, seule observable.

Chez *Ctenothrissa vexillifer*, 9 rayons branchiostèges s'articulent sur les deux cératohyaux : 4 sur le cératohyal distal et 5 sur le cératohyal proximal. La taille des rayons branchiostèges s'accroît régulièrement du premier au dernier.

Source : MNHN, Paris

5) LE REPLI OPERCULAIRE (Fig. 1-2).

L'opercule (*Op*) a une forme triangulaire. Son angle postérieur est situé un peu plus bas que l'horizontale passant par le processus opercularis (*pr.op*). Une très légère crête court mésialement de ce processus vers l'angle postérieur. Le bord postérieur est lisse. L'opercule est entièrement recouvert d'écailles, comme chez *Ctenothrissa microcephala* et *Ctenothrissa signifer*, et ne présente aucune ornementation, à l'exception de 4 petites rides visibles près de l'angle inférieur. Il diffère donc sensiblement de l'opercule de *Ctenothrissa radians*, qui n'est couvert d'écailles qu'au niveau du processus opercularis, et dont la surface est ornementée de très nombreuses rides sinueuses.

Le sousopercule (*Sop*), ventru dans sa partie inférieure, se rétrécit brusquement pour se terminer en pointe un peu en-dessous de l'angle postérieur de l'opercule. Aucune ornementation n'est visible à sa surface. Il est recouvert par deux larges écailles.

L'interopercule (*Iop*) a une forme grossièrement ovale. Il est cependant plus étroit dans sa partie antérieure. Une très fine ornementation, faite de petites rides sinueuses perpendiculaires au bord extérieur, est observable. Il semble plus renflé postérieurement chez *Ctenothrissa signifer* que chez *Ctenothrissa vexillifer*.

Le préopercule (*Pop*) est un os long et étroit. Son bord antérieur présente une courbe très douce, tandis que le bord postérieur dessine un angle presque droit avec le bord inférieur. L'ensemble de l'os est légèrement incliné vers l'arrière. Le canal préopercuaire (*c.pop*) court dans une gouttière ouverte vers l'arrière. Du canal partent, à l'angle des deux branches du préopercule, deux ramifications, bordées chacune par une crête. Le préopercule est recouvert d'écailles qui avancent jusqu'au niveau du rebord osseux qui surplombe la gouttière du canal. La région du préopercule qui est dépourvue d'écailles, s'orne dans sa partie inférieure d'une série de petites rides perpendiculaires au bord postéro-ventral de l'os, ce qui donne à celui-ci un aspect légèrement festonné. Chez *Ctenothrissa signifer*, ces rides semblent plus fines et plus nombreuses.

III — DESCRIPTION DU SQUELETTE POST-CRÂNIEN

A. LA COLONNE VERTÉBRALE (Fig. 8).

Le squelette axial comprend 30 ou 31 vertèbres (29 à 31 d'après C. PATTERSON, 1964 : 368, mais je n'ai jamais pu observer un seul individu possédant 29 centra). 13 ou 14 de ces vertèbres sont abdominales et 17 postabdominales : 3 d'entre elles participent au soutien des lépidotriches de la nageoire caudale. Les centra des vertèbres sont cylindriques, en forme de sablier. Les vertèbres abdominales sont plus hautes que longues, puis le rapport s'inverse doucement et au niveau des vertèbres postabdominales il devient sensiblement égal à 0,5.

Les 4 dernières vertèbres abdominales portent un processus transverse, et non seulement la dernière comme le notait C. PATTERSON (1964 : 368). Il semble y avoir 10 paires de côtes (une 11e antérieure existe peut-être). 7 paires sont sessiles et 3 sont portées par les processus transverses : la dernière paire de côtes est nettement plus petite que les précédentes. La dernière vertèbre abdominale présente ventralement un processus qui se recourbe légèrement vers l'arrière et qui doit venir pratiquement en contact avec son homologue. La vertèbre suivante (1re vertèbre postabdominale) présente le même processus, auquel vient s'accoler postérieurement une baguette légèrement recourbée, appelée hémacanthe (J. BLOT, 1968). Cette hémacanthe est observable sur les deux vertèbres suivantes mais elle tend à se fusionner de plus en plus étroitement avec l'hémapophyse pour ne former ensuite (4e vertèbre postabdominale) qu'une seule « hémapophyse ».

Dorsalement par rapport aux vertèbres, les neurapophyses présentent une taille croissante jusqu'à la première vertèbre abdominale puis décroissante ensuite.

Des épipleuraux et des épineuraux sont visibles vers le milieu du corps, mais il est très difficile de définir leur localisation exacte.

Source MNHN, Paris

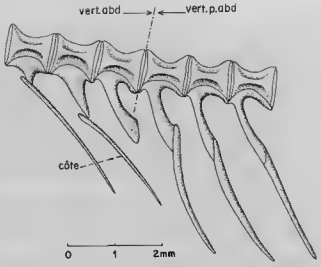


FIG. 8. — *Ctenothrissa vexillifer* (Pictet) : Transition entre vertèbres abdominales et vertèbres postabdominales (× 12,5 env.). D'après l'individu 1946-17-311 (M.N.H.N.P.).

B. LES NAGEOIRES IMPAIRES

1) LA NAGEOIRE DORSALE (Fig. 9-10).

Elle débute peu en arrière de la tête, à l'aplomb des pelviennes (cf. courbe n° V, p. 45). Contrairement à ce que C. PATTERSON a écrit (1964 : 369), elle est précédée par 3 prédorsaux élargis, de faible épaisseur. Le premier axonoste est situé à l'avant de la 3e épine neurale et il y a autant d'axonostes que de lépidotriches, nombre qui varie de 18 à 20. (19 est cependant le nombre le plus fréquemment rencontré). La formule de SMITH & BAILEY est donc : 0 — 0 — 0 — 1 — — —.

De ces 18 à 20 lépidotriches, les 4 ou 5 premiers ne sont pas bifurqués, et les deux premiers ne sont pas articulés. Leurs moitiés droite et gauche sont le plus souvent séparées lors de la fossilisation, ces deux rayons ne sont donc pas des épines. La longueur des lépidotriches augmente du premier au 8e puis diminue progressivement. Le rapport de la longueur des lépidotriches à la hauteur maximale du tronc s'accroît régulièrement au cours de la croissance de l'animal (cf. courbe n° II, p. 40).

La nageoire dorsale se termine au niveau de la 3e vertèbre postabdominale.

2) LA NAGEOIRE ANALE (Fig. 5).

Elle débute à la verticale de la 6e vertèbre postabdominale. Elle est constituée de 12 à 14 lépidotriches (le nombre 13 étant le plus fréquemment rencontré). Il faut remarquer qu'il y a très souvent concordance entre les nombres faibles et les nombres élevés des lépidotriches des nageoires dorsale et anale. Le premier lépidotriche n'est ni articulé ni bifurqué, sans pour cela pouvoir être considéré comme étant une épine : le second est seulement articulé. La taille des lépidotriches s'accroît du 1er au 4e puis diminue assez rapidement jusqu'au dernier dont la longueur représente le 1/4 de celle du plus grand.

Elle est soutenue par 12 à 14 axonostes proximaux. Les deux premiers sont courts. Les extrémités proximales des axonostes proximaux viennent s'intercaler sur une très faible longueur entre les extrémités distales des hémapophyses des vertèbres postabdominales 1 à 9.

La nageoire anale se termine à la verticale de la 12e vertèbre postabdominale.

Source : MNHN, Paris

FIG. 9. — *Ctenothrissa vexillifer* (Pictet) ; Reconstitution générale (× 4,8 env.).

Source : MNHN, Paris

FIG. 10. — *Cranchetacea signifer* Hay : Reconstitution générale (× 2,5 env.)

Source : MNHN, Paris

3) LA NAGEOIRE CAUDALE (Fig. 11-12).

La nageoire caudale de *Ctenothrissa vexillifer* est bifide, à lobes sensiblement égaux. On dénombre 19 rayons principaux dont 17 branchus, précédés dorsalement et ventralement par 5 rayons marginaux dorsaux et ventraux (*r.m.d* et *r.m.v*) et une plaque dermique (*pl.d.d* et *pl.d.v*). Les rayons marginaux antérieurs dorsal et ventral s'insèrent sur les épines neurale et hémale de la vertèbre préurale 3 (*PU 3*). Les 2 premiers rayons de chaque lobe ne sont pas segmentés. Aucune division en deux moitiés droite et

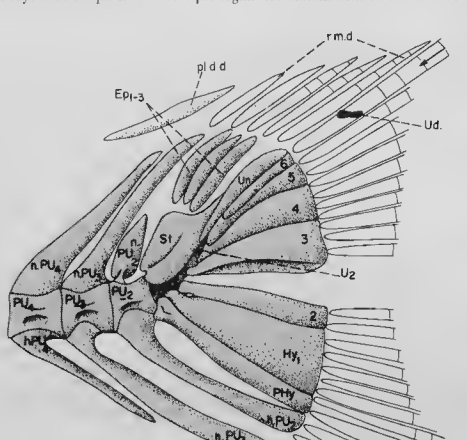


FIG. 11. — *Ctenothrissa vexillifer* (Pictet) : Squelette caudal axial (× 12 env.). D'après l'individu HAK-73-40 (M.N.H.N.P.).

gauche n'ayant pu être observée, il est possible de les considérer comme des épines vraies. L'épine neurale de la vertèbre préurale 2 (*n.PU 2*) n'atteint pas la 1/2 de la hauteur de l'épine neurale précédente (*n.PU 3*), elle est élargie en forme de feuille pédonculée et autogène. Ventralement, l'épine hémale de la vertèbre préurale 2 (*h.PU 2*) est simplement élargie à son extrémité distale. Deux complexes sont observables en arrière de cette vertèbre : le complexe uroterminal (*PU 1 + U 1*) et le complexe uropseudurostylaire (*U2 + Ur*). Ventralement par rapport au premier complexe s'articulent le parhypural (*PHy*) et deux hypuraux (*Hy 1* et *Hy 2*). 3 hypuraux s'articulent directement avec le complexe uropseudurostylaire (*Hy 3*, *4* et *5*) tandis que l'hypural 6 (*Hy 6*) s'encastre dans une gouttière du 5e hypural et n'a pas de contact avec l'axe chordal. Dorsalement, un stégural (*St*), court et très large, se superpose

Source : MNHN, Paris

à ces deux complexes : il est doublé, dans sa partie postéro-ventrale, par un uroneural (*Un*) qui atteint la limite postérieure des hypuraux. 3 épuraux (*Ep 1, 2, 3*), larges, accolés entre eux, sont situés au-dessus de la plaque stégurale. Un petit urodermal (*Ud*) est observable à la base du premier lépidotriche principal dorsal. Il n'y a aucun espace entre ce premier lépidotriche principal dorsal et le dernier rayon marginal qui lui est accolé.

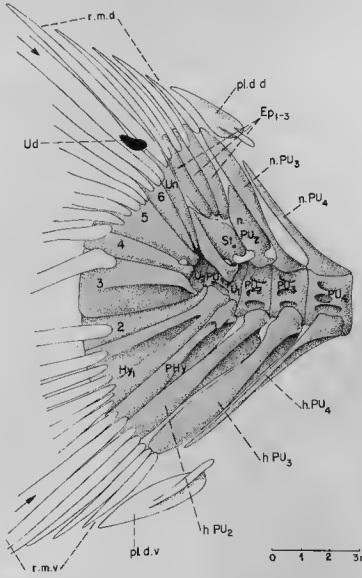


FIG. 12. — *Ctenothrissa signifer* Hay : Squelette caudal axial (× 8 env.). D'après l'individu HDJ-73-80 (M.N.H.N.P.).

Chez *Ctenothrissa signifer* les plaques dermiques dorsale et ventrale sont en forme de feuille pédonculée (le pédoncule étant antérieur). L'épine neurale de la vertèbre préurale 2, élargie comme celle de *Ctenothrissa vexillifer*, est plus développée puisqu'elle dépasse largement la 1/2 de la hauteur de l'épine neurale précédente (*n.PU3*) et s'intercale entre cette épine et le premier épural (*Ep1*). Il est important de remarquer que la base est moins pédonculée et l'expansion latérale moins marquée : il est par conséquent possible de considérer qu'il y a chez cette espèce, une tendance à l'allongement de l'épine neurale de la vertèbre préurale 2, pour atteindre le stade observé chez *Ctenothrissa enigmatica*

Source : MNHN, Paris

(fig. 21, p. 67). Les épines hémales des vertèbres préurales 2 et 3 (*h.PU2* et *h.PU3*) présentent chacune une expansion osseuse latérale. L'épine hémale de la vertèbre préurale 4 (*h.PU4*), non modifiée chez *Ctenothrissa vexillifer*, est ici longue et possède une très légère expansion latérale. Enfin il n'existe pas de diastème entre les hypuraux 2 et 3 (au moins à leur base), contrairement à ce qui a été observé chez *Ctenothrissa vexillifer*.

C. LE SQUELETTE APPENDICULAIRE

1) Ceinture et nageoires pectorales (Fig. 9-10).

Le supratemporal (*Stp*) est un os triangulaire présentant postérieurement un fort processus (*pr. p.Stp*) au niveau duquel devait pénétrer le nerf ll (orifice non observé). À l'angle antéro-ventral, le processus ptérotique (*pr.pto.Stp*) vient s'encastrer dans une encoche du ptérotique, tandis que le processus pariétal (*pr.pa.Stp*), situé à sa partie supérieure, s'appuie sur les pariétaux. Sur le supratemporal de *Ctenothrissa signifer* s'observent les deux orifices de sortie des deux branches du nerf II, en direction du ptérotique et du pariétal.

Le posttemporal (*Pt*) présente un très grand processus épiotique (*pr.épo.Pt*) alors que le processus intercalaire (*pr.int.Pt*) est au contraire très court. Le corps de l'os est une petite plaque osseuse ovale, sans ornementation.

Le supracleithrum (*SCl*), allongé, est composé d'une partie renflée en bourrelet, flanquée de plaques osseuses latérales, limitées à la partie supérieure de l'os.

Le cleithrum (*Cl*) est formé d'une partie supérieure composée par une plaque osseuse triangulaire à bord postérieur ondulé, et bordée antérieurement par un fort bourrelet. Le supracleithrum vient s'encastrer dans une large gouttière située à la limite postérieure du bourrelet. Ce bourrelet se continue sur la partie inférieure du cleithrum, plus étroite, où il s'efface progressivement. L'extrémité inférieure de cleithrum ne dépasse pas ventralement le niveau inférieur de l'interopercule.

Seule la partie ventrale du postcleithrum (*PCl v*) est observable chez *Ctenothrissa vexillifer* : c'est une baguette assez forte qui atteint les lépidotriches pelviens un peu en arrière de leur insertion. Chez *Ctenothrissa signifer*, le postcleithrum dorsal (*PCl d*) vient s'accoler au postcleithrum ventral par toute sa hauteur.

Scapula (*Sca*) et coracoïde (*Cor*) sont mal définis.

Les nageoires pectorales s'insèrent sur la scapula par l'intermédiaire de 4 radiaux (*Ra*) courts et trapus, en forme de sablier. Elles sont composées de 14 lépidotriches, tous articulés, dont le premier seul n'est pas bifurqué. L'extrémité postérieure des lépidotriches atteint le niveau de la 12e vertèbre abdominale.

2) Ceinture et nageoires pelviennes (Fig. 9-10).

Les os pelviens sont très mal délimités.

Les nageoires pelviennes sont composées de 8 lépidotriches (et non 9 comme le signale C. PATTERSON (1964 : 368)) tous articulés. Seul le premier n'est pas bifurqué. L'extrémité postérieure des lépidotriches dépasse légèrement l'origine de la nageoire anale (cf. courbe n° VII c, p. 54). Il existe effectivement, comme le signale C. PATTERSON (ibid.), une petite épine impaire à la base de la nageoire pelvienne, contre le premier rayon non bifurqué.

À noter que tous les Ctenothrissiformes possèdent 8 lépidotriches aux nageoires pelviennes et non 9 comme le signalait C. PATTERSON.

IV — LES ÉCAILLES

Elles sont ctenoïdes, au nombre de 9 par série transversale. Chez *Ctenothrissa vexillifer*, elles sont lisses. Chez *Ctenothrissa signifer*, elles présentent 2 ou 3 rangs de petites épines situées sur le

Source : MNHN, Paris

champ postérieur de l'écaille. Chez *Ctenothrissa radians* et chez *Ctenothrissa microcephala*, la surface externe présente une série de petites rides qui partent chacune d'une épine, perpendiculaire au bord de l'écaille, ce qui rappelle certains Holocentridae comme *Alloberyx* (M. GAUDANT, 1969 : 278).

CTENOTHRISSA signifer Hay 1903.

Fig. 2-3-5-7-10-12, Pl. II, fig. 1-2-3.

1903 — *CTENOTHRISSA signifer*, O. P. Hay, p. 417, Pl. XXXI, fig. 1-2.
1964 — *CTENOTHRISSA signifer* Hay, C. Patterson, p. 367.
1968 — *CTENOTHRISSA signifer* Hay, C. Patterson, p. 55, fig. 4.

— *Diagnose émendée :*

Poisson dont la longueur standard ne dépasse pas 100 mm — os de la tête faiblement ornementés — mandibule possédant des dents sur toute la longueur du processus alvéolaire du dentaire — opercule et sousopercule non ornementés, recouverts d'écailles — nageoire dorsale débutant en avant des nageoires pelviennes, et comprenant le plus souvent 19-20 lépidotriches — longueur des lépidotriches de la nageoire dorsale supérieure à la hauteur maximale du tronc — extrémités postérieures des lépidotriches des nageoires pelviennes pouvant atteindre l'extrémité distale de la base de la nageoire anale — 30-31 vertèbres — 9 écailles dans chaque série — champ postérieur des écailles recouvert de plusieurs rangées de petites épines.

— *Holotype :* Spécimen N° 4528, Department of Vertebrate Palaeontology, American Museum of Natural History, New-York.

— *Matériel :*

Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (M.N.H.N.P.).

1961 — 29 — ..., 2 spécimens, Collection C. Arambourg.
1972 — 1 — 5, 1 spécimen, Collection L. Dubertret.
HDJ — 73 — ..., 27 spécimens, Collection M. Caudant.

American University of Beirut (A.U.B.).

26 spécimens, Day collection.

École d'Ingénieurs de Beyrouth.

1 spécimen.

British Museum (Natural History), Londres.

4 spécimens.

— *Horizon et gisement :* Cénomanien moyen de Hadjula (Liban).

— *Mensurations :* cf. statistiques p. 31.

— *Formules :*

C.V. = 13 (14) + 17
D = 18 à 21/(17 à 20)
A = 1 + 12/(13)
Pect = 14
Pelv = 8
Caud = (4 + 3) + I + 9/8 + 1 + (3 + 3)
Smith & Bailey = 0 — 0 — 0 — 1 — — —

Source : MNHN, Paris

DESCRIPTION ANATOMIQUE

L'étude anatomique a été réalisée lors de la description de l'espèce *Ctenothrissa vexillifer* (p. 15). Les deux seules différences notables observables entre les deux espèces sont donc :

1) La présence de dents, chez *Ctenothrissa signifer*, sur toute la longueur du processus alvéolaire du dentaire, alors qu'elles restent confinées à la partie antérieure du dentaire chez *Ctenothrissa vexillifer*.

2) La présence de nombreuses petites épines sur le champ postérieur des écailles de *Ctenothrissa signifer* alors que la surface des écailles de *Ctenothrissa vexillifer* est toujours lisse.

Mises à part ces deux différences anatomiques, la séparation entre les 2 espèces était faite jusqu'alors sur des différences de proportions entre les parties du corps et sur le nombre de rayons de la dorsale (C. PATTERSON, 1964 : 367). Or il est évident que certaines différences ne résistent pas à une analyse statistique, analyse que j'ai pu réaliser grâce au nombre de spécimens mis à ma disposition.

ÉTUDE STATISTIQUE

GÉNÉRALITÉS

Afin de permettre une meilleure compréhension de l'étude qui va suivre, il est nécessaire d'introduire ici quelques généralités sur la manière dont les statistiques ont été conduites dans ce travail.

Tout d'abord se pose un problème de vocabulaire : en effet en Paléontologie — comme en Néontologie — il est impossible d'observer une population dans sa totalité; seul un « échantillon », au sens statistique du terme, peut être étudié. C'est pourquoi j'ai préféré bannir de mon vocabulaire le mot « échantillon » en tant que spécimen fossile dûment numéroté. Dans le texte je désigne en revanche par ce terme, un lot d'individus, si possible tirés au hasard au sein d'une population. Par ailleurs en Paléontologie, de tels lots d'individus étant bien souvent restreints j'ai inclus dans les calculs, les mesures de tous les spécimens utilisables existant dans les collections, estimant que le jeu de la fossilisation amplifié par le caractère aléatoire de la découverte des individus lors des fouilles, contribuait amplement au « hasard » exigé par une étude statistique.

Le principe d'une étude statistique étant retenu, il convient de distinguer plusieurs méthodes qui reposent respectivement sur l'observation de variables isolées et de leur distribution de fréquence, et sur l'examen de corrélation affectant 2 caractères quantitatifs (analyse bivariable), à quoi il convient d'ajouter l'analyse multivariable qui ne sera pas retenue ici.

I — ÉTUDE DES VARIABLES ISOLÉES

Le but de ces études étant de formuler des lois générales, valables pour toute la population d'où est extrait l'échantillon étudié, 3 problèmes se posent concernant :

1) *Les estimations* (c'est-à-dire, calcul des variables de l'échantillon) et *la sécurité des estimations* (à partir des résultats obtenus sur l'échantillon étudié, quelles valeurs peut-on admettre pour la population et avec quelles limites de sécurité?)

Source : MNHN, Paris

2) *La conformité :* c'est-à-dire que l'on recherche dans quelle mesure les résultats fournis par l'étude d'un nombre de cas limités, sont en conformité ou en opposition avec une théorie que l'on suppose valable pour l'ensemble de la population.

3) *L'homogénéité :* la question étant de savoir si 2 (ou plusieurs) échantillons peuvent et doivent être considérés comme provenant ou non d'une même population d'origine.

A. REPRÉSENTATION GRAPHIQUE DE LA DISTRIBUTION

Avant même de calculer les variables isolées, il est nécessaire de représenter graphiquement le nombre d'individus correspondant à chaque valeur, ou à chaque classe, de la variable. Plusieurs méthodes de représentation sont utilisables (diagrammes de points, en bâtons, polygones de fréquence...) j'ai préféré l'histogramme de fréquence, qui permet de faire apparaître immédiatement les particularités de la distribution étudiée, et l'analogie éventuelle de celle-ci avec un type connu. L'avantage graphique d'un histogramme est évident, lorsqu'on veut lui ajuster une courbe de fréquence théorique, le tracé de cette dernière se détache très bien du schéma de l'histogramme (Tabl. 1, p. 3).

B. CALCUL DES VARIABLES ISOLÉES

À partir de N mesures de X (x_1, x_2 ... x_n) du caractère étudié dans un lot d'individu, j'ai calculé :

1) la somme des valeurs de X : $\Sigma X = x_1 + x_2^2 + \ldots + x_n$

2) la moyenne arithmétique $X = \dfrac{\Sigma X}{N}$

3) la somme des carrés des valeurs de X : $\Sigma X^2 = x_1^2 + x_2^2 + \ldots + x_n^2$

4) la somme des carrés des écarts par rapport à la moyenne :

$$\Sigma x^2 = \Sigma\,[(x_1 - \bar{x}) + (x_2 - \bar{x}) + \ldots + (x_n - \bar{x})]$$

appelée le plus souvent « somme des carrés », elle se calcule plus simplement comme suit :

$$\Sigma x^2 = \underset{\text{(somme des carrés des valeurs)}}{\Sigma X^2} - \underset{\text{(carré de la somme des valeurs)}}{(\Sigma X)^2/N}$$

5) la variance $S_{\bar{x}}^2$ mesurant la dispersion. Elle représente la moyenne arithmétique des carrés des écarts :

$$S_{\bar{x}}^2 = \Sigma x^2/N - 1$$

6) l'écart-type correspond à la racine de la variance : $Sx = \sqrt{S_{\bar{x}}^2}$

Il indique la dispersion des mesures autour de la moyenne. Sa valeur est plus ou moins élevée selon que les écarts par rapport à la moyenne sont plus ou moins importants.

7) l'erreur-type ou erreur-standard de la moyenne, égale à Sx/N

C. ESTIMATION DES VALEURS DES PARAMÈTRES DE LA POPULATION D'ORIGINE

À partir d'un échantillon, il est impossible de déterminer la valeur exacte d'un paramètre de la population. On peut toutefois obtenir une valeur appelée *estimation* ou *estimée du paramètre*, qui fournit une indication sur l'ordre de grandeur de sa valeur réelle (inconnue). Il est alors évidemment nécessaire de préciser les limites entre lesquelles on peut admettre — avec un coefficient de sécurité déterminé — qu'est réellement situé le paramètre considéré. Cet intervalle est appelé *intervalle de confiance* ou *intervalle de sécurité*.

Source : MNHN, Paris

ESTIMATION ET INTERVALLE DE CONFIANCE D'UNE MOYENNE.

Le test dit « *t de Student* » permet d'évaluer dans quelle mesure la moyenne « estimée » m (ou $\hat{x}$) obtenue à partir d'un échantillon s'approche de la moyenne vraie « μ » de la population.

t a pour valeur $\dfrac{m - \mu}{S_m}$

m étant la moyenne estimée de l'échantillon.

μ étant la moyenne vraie de la population.

S_m étant l'erreur-type ou erreur-standard de la moyenne.

Si on appelle $t_{0,05}$ la valeur de t qui, pour le nombre de degrés de liberté convenable (c'est-à-dire le nombre de données indépendantes), n'a qu'une probabilité de 5% d'être dépassée en valeur absolue, on a :

$$P \text{ (probabilité)} \left[t_{0,05} > \frac{m - \mu}{Sm} > - t_{0,05} \right] = 0,95$$

ce qui peut s'écrire :

$$P \left[m - (t_{0,05} \times S_m) < \mu < m + (t_{0,05} \times S_m) \right] = 0,95$$

Si N est suffisamment grand (> 30), on prend pour $t_{0,05}$ la valeur 2 et pour $t_{0,01}$ (P = 99%) la valeur 2,6. (Très exactement ces valeurs sont égales à 1,96 et 2,58, mais on peut le plus souvent négliger cette précision supérieure à celle permise par les méthodes de mesure). Dans ces conditions, 95% ($t_{0,01}$) de N individus tirés de la population considérée, doivent statistiquement présenter une valeur de la variable étudiée qui soit située dans l'intervalle :

$$m \pm 2.S_m \text{ (ou } m \pm 2,6 \ .S_m)$$

D. PROBLÈME DE CONFORMITÉ

En règle générale, la distribution expérimentale d'une variable au sein d'une population, se rapproche de façon satisfaisante de la *distribution continue unimodale* de GAUSS-LAPLACE, appelée également *distribution normale* ou encore *distribution en cloche*. On sait que cette courbe est l'expression d'une distribution théorique qui n'est applicable qu'à l'ensemble d'une population. Or les mesures faites sur des échantillons limités, ne sont qu'exceptionnellement conformes aux prévisions théoriques. Les divergences entre les résultats observés et les prévisions théoriques peuvent donc provenir, soit de l'inexactitude des hypothèses préliminaires, soit plus simplement, du caractère hasardeux du choix (ou de la découverte) des individus composant l'échantillon de la population étudiée. Le problème est donc de savoir si les différences existant entre la distribution théorique et la distribution réellement observée, sont dues à l'une ou l'autre de ces causes. Pour cela, il faut considérer la courbe normale ayant les mêmes paramètres, m, σ et N que la distribution étudiée, courbe définie mathématiquement par l'équation :

$$y = \frac{N}{\sigma \sqrt{2\pi}} e^{\frac{-(x-m)^2}{2\sigma^2}}$$

Pour connaître les valeurs correspondant aux différentes classes de la distribution réelle, il convient de calculer les abscisses réduites des limites (L) de ces classes par la formule :

$$\mathfrak{X} = \frac{L - m}{\sigma}$$

puis la table des aires de la courbe normale permet d'obtenir pour chaque valeur de $\mathfrak{X}$, l'aire $(\mapsto) \mathfrak{X}$ comprise entre la courbe et les valeurs $- \mathfrak{X}$ et $+ \mathfrak{X}$.

On détermine alors les différences $\Delta (\mapsto)$ entre 2 valeurs successives de $(\mapsto) \mathfrak{X}$. Les valeurs de

Source : MNHN, Paris

$\frac{\Delta}{2}(n)$ représentent donc les fréquences relatives de chaque classe qu'il suffit ensuite de multiplier par N pour obtenir les fréquences absolues de la distribution normale ajustée. Ces valeurs doivent être comparées aux fréquences de la distribution réelle pour apprécier la juste représentation de la courbe normale ainsi ajustée à la distribution observée. Pour évaluer l'écart entre les distributions réelle et théorique, on utilise le test dit du χ^2 de Pearson, qui répond à la formule $\Sigma \frac{(n-a)^2}{a}$ où n est la fréquence absolue observée pour chaque classe et a la fréquence absolue théorique pour ces mêmes classes, c'est-à-dire que l'on détermine la somme des écarts quadratiques réduits. On remarquera que la valeur χ^2 est d'autant plus grande que les écarts sont plus importants. On cherche ensuite à partir de quelle valeur du χ^2, la discordance entre les valeurs observées et les valeurs calculées peut être attribuée exclusivement au hasard, ce qui permet de tester la valeur des hypothèses admises pour le calcul des valeurs prévisionnelles. On se réfère — comme pour le test t — à une table (table du χ^2). Si la valeur calculée du χ^2 est assez faible pour être considérée comme pouvant provenir du hasard de l'échantillonnage, il est possible de conclure que les faits ne contredisent pas les hypothèses à partir desquelles ont été calculées les valeurs théoriques. Au contraire, si la valeur du χ^2 est suffisamment grande pour ne pas pouvoir être considérée comme la conséquence exclusive du jeu normal du hasard, on peut estimer que les faits observés contredisent l'hypothèse à partir de laquelle ont été calculées les valeurs théoriques.

E. PROBLÈME D'HOMOGÉNÉITÉ

À partir du moment où l'on sait à quel genre de distribution théorique appartiennent les distributions observées, il convient alors de comparer entre eux, 2 ou plusieurs échantillons, c'est-à-dire d'effectuer un « *test d'homogénéité* ». En tenant compte de la divergence observée entre les deux séries de mesures, les méthodes statistiques fournissent une indication relative à la probabilité qu'ont les échantillons d'avoir été extraits d'une même population.

Il est bien entendu, que la nécessité de tester deux échantillons n'apparaît pas, si, ayant déterminé les intervalles de confiance du paramètre considéré, on constate qu'ils ne se chevauchent pas (la différence est alors significative), ou si l'un de ces deux intervalles englobe la valeur du paramètre obtenu à partir du second échantillon (différence non significative). Le test ne s'impose que si les deux intervalles de confiance se chevauchent partiellement.

COMPARAISON DE DEUX MOYENNES.

On suppose a priori, que les deux échantillons appartiennent à une même population. Leur moyenne et leur variance permettent d'estimer respectivement la moyenne et la variance de cette population. On calcule ainsi l'erreur-standard S_d de la différence de moyenne :

$$S_d = \sqrt{\frac{\sigma_1^2}{n_1} + \frac{\sigma_2^2}{n_2}}$$

Le rapport de la différence observée à cette erreur-standard est donc :

$$t = \frac{m_1 - m_2}{S_d}$$

En se référant à la table des « *t de Student* », on détermine si la différence $d = m_1 - m_2$ est ou non compatible avec l'hypothèse préalable selon laquelle les 2 échantillons comparés ont été extraits d'une même population d'origine.

Lorsque l'effectif de l'un ou de l'autre échantillon est < 30, il faut tenir compte de l'imprécision des estimations des 2 variances. L'erreur-standard de la différence des moyennes est alors :

$$S_d = \sigma \sqrt{\frac{1}{n_1} + \frac{1}{n_2}}$$

Source : MNHN, Paris

où σ est l'erreur-standard de la population d'origine calculée comme suit :

$$\sigma = \sqrt{\frac{n_1\,\sigma_1^2 + n_2\,\sigma_2^2}{n_1 + n_2 - 2}}$$

pour se référer à la table des t, il faut tenir compte du nombre degrés de liberté (correspondant au nombre de classes dont on peut déterminer indépendamment la fréquence).

II — ANALYSE BIVARIABLE

L'intérêt le plus évident de l'analyse bivariable est sans conteste le schéma de croissance relative, dont l'instrument indispensable est la *relation d'allométrie*.

Cette relation peut être traduite, dans la majorité des cas, par une équation de la forme $y = bx^a$ où b et a sont des constantes. On dit qu'il y a *allométrie* lorsque la croissance d'un organe est plus ou moins rapide que celle du corps (ou de l'organe de référence) :

si $a > 1$, l'allométrie est dite *positive* ou *majorante*.
si $a < 1$, l'allométrie est dite *négative* ou *minorante*.
si $a = 1$, les croissances sont parallèles, on dit qu'il y a *isométrie*.

L'intérêt de cette méthode d'étude est qu'elle traduit en général avec la plus grande fidélité les modalités de la croissance moyenne ; elle ne fait pas intervenir l'âge des individus dont elle compare les caractéristiques, et enfin, elle permet de comparer, avec autant de sécurité, des individus adultes appartenant soit à la même espèce, soit à des espèces différentes (C. TEISSIER, 1948). De ce fait, elle est très efficace dans l'étude des séries phylogénétiques, ou dans la recherche des liens qui unissent des formes sexuelles d'une même espèce ou des espèces appartenant au même genre.

Dans cette étude, les allométries observées seront généralement isométriques ou très faiblement majorantes ou minorantes : de ce fait la fonction arithmétique $y = ax + b$, traduite graphiquement par une droite peut remplacer la fonction logarithmique $y = bx^a$. La marche à suivre est donc la suivante (J. IMBRIE, 1956) :

1) En premier lieu sont groupées en un tableau, N paires de mesures (x et y) choisies comme étant taxonomiquement significatives *.

2) À partir de ces données originales est construit un diagramme. On obtient ainsi un nuage de points dont la forme est d'autant mieux définie que le nombre d'individus est plus grand et qui est bien souvent parlant à lui seul.

3) On étudie ensuite les caractéristiques statistiques de ce nuage : pour chaque variable on calcule :

— N = nombre de paires de mesures.

— $\bar{X}$ = moyennes des mesures $X = \dfrac{\Sigma X}{N}$

— $\bar{Y}$ = moyenne des mesures $Y = \dfrac{\Sigma Y}{N}$

— S_x = écart-type de $x = \sqrt{\dfrac{\Sigma\,(x - \bar{x})^2}{N - 1}}$ ou (voir paragraphe sur les variables isolées) :

$$S_x = \sqrt{\frac{\Sigma X^2 - (\Sigma X)^2/N}{N - 1}}$$

— S_y = écart-type de $y = \sqrt{\dfrac{\Sigma Y^2 - (\Sigma Y)^2/N}{N - 1}}$

* Ces tableaux de mesures ne seront pas reproduits dans le présent mémoire en raison de la difficulté d'impression et de lecture. Ils sont à la disposition du lecteur au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Institut de Paléontologie.

Source : MNHN, Paris

Pour une fonction de la forme $y = ax + b$, les indices a (pente de la droite) et b (ordonnée à l'origine) se calculent comme suit :

$$a = \frac{S_y}{S_x} \text{ et } b = \bar{Y} - a\bar{X}$$

4) Il est nécessaire de mesurer la force de corrélation linéaire qui existe entre les deux séries de valeurs X et Y. Pour cela, il suffit de calculer le *coefficient de corrélation* symbolisé par la lettre r. Ce coefficient varie de -1 à $+1$ et répond à la formule :

$$r = \frac{\Sigma\ (x - \bar{x})\ (y - \bar{y})}{\sqrt{\Sigma\ (x - \bar{x})^2 .\ \Sigma\ (y - \bar{y})^2}}$$

Néanmoins, j'ai calculé r d'après la formule suivante qui simplifie considérablement le travail puisqu'il n'est pas nécessaire de calculer tous les écarts par rapport à la moyenne :

$$r = \frac{[\Sigma\ (X + 1)^2 + \Sigma Y^2 - 2\ \Sigma Y - \Sigma\ (X - Y + 1)^2] \times N/2 - \Sigma X.\Sigma Y}{\sqrt{N.\Sigma X^2 - (\Sigma X)^2}\sqrt{N.\Sigma Y^2 - (\Sigma Y)^2}}$$

si $r = o$, il n'y a pas de corrélation entre les deux variables.

si $r = -1$ ou $+1$, on a une relation stricte entre x et y, c'est-à-dire que les points sont alignés. La corrélation linéaire entre les 2 grandeurs est parfaite.

Lorsque la valeur absolue de $|r|$ est comprise entre 0 et 1, il y a une certaine corrélation entre les 2 variables, plus ou moins forte selon que $|r|$ est plus ou moins voisin de $|1|$.

Au même titre que tout autre paramètre, le coefficient de corrélation, obtenu à partir d'un échantillon ne représentant pas exactement la corrélation de l'ensemble de la population, il est nécessaire de connaître la sécurité de l'estimation qu'il fournit. Dans le cas d'un grand échantillon ($N > 300$) où l'erreur standard de r est

$$S_r = \frac{1 - r_0^2}{\sqrt{N - 1}}$$

il suffit alors de reporter de part et d'autre de r_0 (valeur de r trouvée dans l'échantillon), 2 fois (pour un coefficient de sécurité de 95 %) ou 2,6 fois (pour un coefficient de sécurité de 99 %) la valeur de S_r.

Si l'effectif de l'échantillon n'est pas très élevé ($N < 300$) il est nécessaire de passer par l'intermédiaire d'un paramètre transformé z, lié à r par la relation $z = 1/2 \log \frac{1 + r}{1 - r}$ dont l'erreur standard est $S_z = \frac{1}{\sqrt{N - 3}}$

Il suffit de chercher les limites de l'intervalle de confiance de z et on revient ensuite aux valeurs de r. Dans la pratique, on se réfère à des tables qui donnent directement les valeurs de z correspondant à r et inversement.

Il est parfois intéressant de savoir si la corrélation étudiée est significativement différente de zéro, ou simplement due au hasard de l'échantillonnage. Pour cela, on utilise des tables où figurent les valeurs de $\frac{2}{\sqrt{N - 1}}$ et $\frac{2{,}6}{\sqrt{N - 1}}$ pour les différentes valeurs de N, et il suffit de regarder si r_0 est supérieur à ces valeurs pour savoir s'il est significatif.

Pour savoir si les différences morphologiques entre les deux courbes représentatives, par exemple, d'un même caractère chez deux espèces supposées différentes, sont statistiquement significatives, il existe 2 tests :

1) Test z_a qui permet de comparer les pentes des axes majeurs réduits et qui répond à la formule :

$$z_a = \frac{a_1 - a_2}{\sqrt{\sigma^2 a_1 + \sigma^2 a_2}} \left(\sigma a, \text{ erreur-standard de } a = a\sqrt{\frac{1 - r^2}{N}} \right)$$

Source : MNHN, Paris

si z_a est supérieur à 1,96, la différence observée est *significative* au niveau de probabilité de 5 %. Si z_a est supérieur à 2,58, la différence observée est dite « *très significative* » (niveau de probabilité de 1 %). Enfin si z_a est inférieur à 1,96 la différence n'est pas significative.

2) Test *z* qui permet de tester les positions des deux droites lorsque le premier test n'est pas significatif :

$$z = \frac{X_0\,(a_1 - a_2) + (b_1 - b_2)}{a_2\,(X_1 - X_2)}$$

(on choisit généralement $X_0 = \bar{X}_1$)

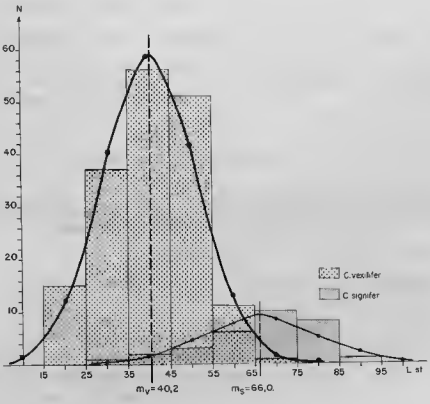
On compare alors la valeur trouvée aux mêmes limites 1,96 et 2,58, comme précédemment.

ÉTUDE COMPARATIVE DE *CTENOTHRISSA SIGNIFER* ET DE *CTENOTHRISSA VEXILLIFER*

I — ÉTUDE DE LA LONGUEUR STANDARD (Tab. I).

En règle générale, *Ctenothrissa signifer* paraît toujours plus grand que *Ctenothrissa vexillifer*. J'ai donc voulu comparer ces deux populations à partir de cette seule longueur standard. L'étude a été faite sur 31 *Ctenothrissa signifer* (n_s = 31) et 171 *Ctenothrissa vexillifer* (n_v = 171) (cf. Tab. I).

TABLEAU I. — Comparaison des histogrammes de fréquence relatifs à la longueur standard des espèces *C. signifer* et *C. vexillifer*.



Source : MNHN, Paris

J'obtiens pour les deux populations, deux histogrammes de fréquence, sur lesquels j'ai ajusté les courbes normales qui représentent les distributions réelles des deux populations : les données sont les suivantes :

ΣX_v = somme des mesures de X = 6871,5
ΣX_v^2 = somme des carrés des mesures = 296900,25
S^2x_v = variance = 122,20264
Sx_v = écart-type = 11,05453
Sx_{mv} = erreur de la moyenne des mesures = 0,8478437
$\bar{X}_v$ = moyenne des mesures = 40,18421

Le calcul du χ^2 permet de connaître la valeur de la distribution expérimentale par rapport à la distribution théorique.

Lim. clas.	Pt méd.	F	$\mathfrak{X} = \frac{L-m}{\sigma}$	$(-)$ $(\mathfrak{X})$	Δ $(-)$	$\frac{\Delta\ (-)}{2}$	$\frac{n\ \Delta\ (-)}{2}$	χ^2
0			(− 3,6350898)	(0,9997)				
		−			0,0221	0,01105	1,88935	1,88935
15			− 2,27818	0,9776				
	19,5	15			0,1466	0,0733	12,5343	0,4850431
25			− 1,3735735	0,831				
	29,5	37			0,472	0,236	40,356	0,2790845
35			− 0,468967	0,359				
	39,5	56			0,690	0,345	58,995	0,1520472
45			+ 0,4356395	0,331				
	49,5	51			0,491	0,2455	41,9805	1,9378373
55			+ 1,340246	0,822				
	59,5	11			0,1528	0,0764	13,0644	0,3262107
65			+ 2,2448525	0,9748				
	69,5	1			0,022	0,011	1,881	0,4126321
75			+ 3,149459	0,9971				
		−			0,0029	0,00145	0,24795	0,24795
			(∞)	1				
								5,7101549

Le χ^2 est donc égal à 5,71 (pour ν = degrés de liberté = 6). La divergence entre les deux courbes réelle et théorique est nettement inférieure au coefficient de sécurité donné par la table de K. Pearson, donc elle peut être considérée comme due simplement au hasard.

Pour *Ctenothrissa signifer*, les données sont les suivantes :

ΣX_s = 2046,4999
ΣX_s^2 = 5979,75
S^2x_s = 199,325
Sx_s = 14,11825
Sx_{ms} = 2,5776267
$\bar{X}_s$ = 66,016129

Source : MNHN, Paris

Le calcul du χ^2 est le suivant :

Lim. classe	Pt méd.	F	$\mathfrak{X} = \frac{L-m}{\sigma}$	$(\mathfrak{X})$	Δ	$\frac{\Delta}{2}$	$\frac{n\,\Delta}{2}$	χ^2
0			(− 4,67594)	(1)				
		−			0,0041	0,00205	0,06355	0,06455
25			− 2,905185	0,9959				
	29,5	1			0,0247	0,01235	0,38285	0,9948389
35			− 2,1968819	0,9712				
	39,5	2			0,1042	0,05210	1,6151	0,0917268
45			− 1,4885788	0,8670				
	49,5	3			0,299	0,1495	4,6345	0,576457
55			− 0,7801758	0,5680				
	59,5	6			0,512	0,256	7,936	0,4722903
65			− 0,0719727	0,0560				
	69,5	10			0,534	0,267	8,277	0,3586721
75			+ 0,6363303	0,4780				
	79,5	8			0,344	0,172	5,332	1,3350007
85			+ 1,3446334	0,8220				
	89,5	1			0,1375	0,06875	2,13125	0,6004051
95			+ 2,0529365	0,9595				
		−			0,0405	0,02025	0,62775	0,62775
			(∞)	1				
								5,1206909

La conclusion est la même pour *Ctenothrissa signifer* que pour *Ctenothrissa vexillifer* puisque le χ^2 est égal à 5,12 (pour $\upsilon = 7$).

Il est inutile de faire le test de comparaison des moyennes des 2 échantillons puisque si l'on détermine l'intervalle de confiance de la moyenne de chacun, on constate qu'ils ne se chevauchent pas : on a en effet :

C. vexillifer : $40{,}19 - 2{,}6\ S_{mv} < m_v < 40{,}19 + 2{,}6\ S_{mv}$
$37{,}99 < m_v < 42{,}39$

C. signifer : $60{,}02 - 2{,}6\ S_{ms} < m_s < 60{,}02 + 2{,}6\ S_{ms}$
$53{,}32 < m_s < 66{,}72$

CONCLUSION : En conclusion, on peut dire qu'effectivement *Ctenothrissa signifer* est nettement distincte (parce que plus grande) de *Ctenothrissa vexillifer.*

II — ÉTUDE DU RAPPORT HAUTEUR MAXIMALE DU TRONC SUR LONGUEUR STANDARD (Tab. II).

C. PATTERSON (1964 : 367) donne dans les diagnoses des deux espèces les caractères suivants :

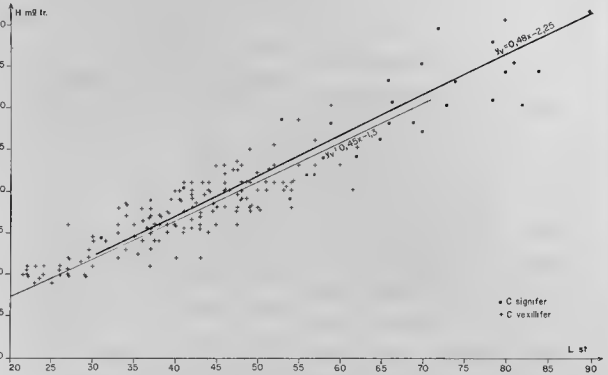
C. signifer : Hauteur du tronc égale à la 1/2 de la longueur standard.

C. vexillifer : Hauteur du tronc égale aux 2/5 de la longueur standard.

L'étude de ce rapport a été effectuée sur 29 *C. signifer* et 150 *C. vexillifer.*

Source MNHN, Paris

TABLEAU II. — Étude de la hauteur maximale au tronc (*H.m^a.tr*) en fonction de la longueur standard (*L.st*) chez *C. signifer* et *C. vexillifer*.



1) CALCUL DE L'ÉQUATION DE LA DROITE DE RÉGRESSION POUR *C. signifer*.

$n = 29$ $\Sigma X = 1933,5$ $\Sigma Y = 854$

$\Sigma X^2 = 134684,75$ $\Sigma Y^2 = 26454$

$Sx^2 = 206,20142$ $Sy^2 = 46,613321$

$Sx = 14,359715$ $Sy = 6,3273948$

$\Sigma XY = 59311,5$

$\bar{X} = 66,672413$ $\bar{Y} = 29,448275$

$a = \dfrac{Sy}{Sx} = 0,4754547$ $b = \bar{Y} - a\bar{X} = -2,251437$

La relation d'allométrie peut être valablement représentée par la droite

$$y_s = 0,48x - 2,25$$

Le coefficient de corrélation r est voisin de 0,86, donc relativement fort. D'après le tableau de correspondance des valeurs de z (« *corrélation transformée* » puisque l'échantillon est inférieur à 300) et de r, on constate que le coefficient de corrélation transformé correspondant à $r = +0,86$, est $z = 1,30$. Ses limites de confiance sont avec le coefficient de sécurité de 95% : $z \pm 2\dfrac{1}{n-3} = 1,30 \pm 2\dfrac{1}{29-3} = 1,30 \pm 0,39$. Les limites de confiance de r sont donc d'après le tableau

$$+0,716 \ldots \text{ et } \ldots +0,935$$

Source MNHN, Paris

Ce coefficient de corrélation est significativement différent de zéro (et non dû au hasard de l'échantillonnage) puisque nettement supérieur à 0,47 (cf. M. LAMOTTE, 1957 : 134) pour une sécurité de 99 %.

2) CALCUL DE L'ÉQUATION DE LA DROITE DE RÉGRESSION POUR *C. vexillifer*.

$n = 150$ $\Sigma X = 6082{,}5$ $\Sigma Y = 2572$

$\Sigma X^2 = 261105{,}25$ $\Sigma Y^2 = 47088$

$Sx^2 = 97{,}046174$ $Sy^2 = 20{,}045463$

$Sx = 9{,}8512016$ $Sy = 4{,}4772159$

$\Sigma XY = 109749{,}25$

$\bar{X} = 40{,}55$ $\bar{Y} = 17{,}146666$

$a = \frac{Sy}{Sx} = 0{,}4544842$ $b = \bar{Y} - a\bar{X} = -1{,}282668$

$$y_v = 0{,}45\ x - 1{,}3$$

Le coefficient de corrélation r est égal à 0,82 : ses limites de confiance sont 0,67 ... et 0,998. Cette corrélation est significativement différente de zéro avec une sécurité de 99 % puisque nettement supérieure à la limite de signification de r pour $n = 150$ ($r < 0{,}25$).

3) COMPARAISON DES DEUX DROITES.

a) *Signification de différence de pente des 2 droites.*

C. signifer : $y_s = 0{,}48x - 2{,}25$; $r_s = 0{,}86$; $n_s = 29$

C. vexillifer : $y_v = 0{,}45x - 1{,}3$; $r_v = 0{,}82$; $n_v = 150$

d'où $z_a = 0{,}5986852$

z_a étant nettement inférieur à 1,96, le test n'est pas significatif.

b) *Signification de position des deux droites.*

$z_b = 1{,}91$ ce qui n'est pas significatif.

CONCLUSION : Le rapport hauteur maximale du tronc sur longueur standard ne peut en aucun cas être pris en considération comme élément de différenciation des deux espèces. Il est égal chez *C. signifer* comme chez *C. vexillifer* à un peu moins de 1/2.

III – ÉTUDE DU RAPPORT LONCUEUR TÊTE SUR LONCUEUR STANDARD (Tab. III).

D'après C. PATTERSON (1964 : 367), la longueur de la tête serait égale chez *Ctenothrissa vexillifer* aux 2/5 de la longueur standard. Il ne donne pas de précision pour *Ctenothrissa signifer*.

Les calculs ont été effectués sur 25 *Ctenothrissa signifer* et 103 *Ctenothrissa vexillifer*.

1) CALCUL DE L'ÉQUATION DE LA DROITE DE RÉGRESSION POUR *C. signifer*.

$n = 25$ $\Sigma X = 1619{,}5$ $\Sigma Y = 610{,}5$

$\Sigma X^2 = 113684{,}75$ $\Sigma Y^2 = 16230{,}25$

$Sx^2 = 365{,}56458$ $Sy^2 = 55{,}076666$

$Sx = 19{,}119743$ $Sy = 7{,}4213655$

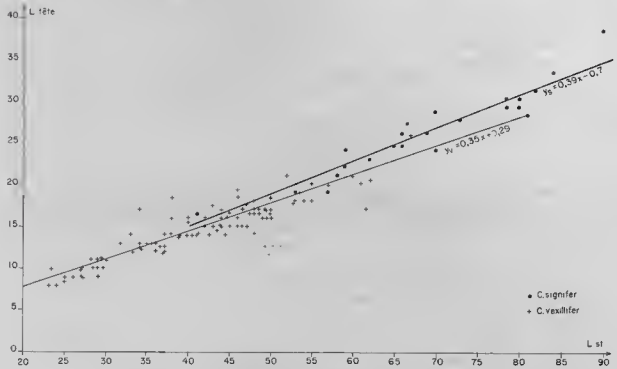
$\bar{X} = 64{,}78$ $\Sigma XY = 42888$ $\bar{Y} = 24{,}42$

$a = \frac{Sy}{Sx} = 0{,}3881519$ $b = \bar{Y} - a\bar{X} = -0{,}72$

$$y = 0{,}39x - 0{,}7$$

Source : MNHN, Paris

TABLEAU III. — Étude de la longueur de la tête (*L.tête*) en fonction de la longueur standard (*L.st*) chez *C. signifer* et *C. vexillifer*.



Le coefficient de corrélation r est égal à environ 0,98. Ses limites de confiances sont 0,95 ... et ... 0,99.

2) CALCUL DE L'ÉQUATION DE LA DROITE DE RÉGRESSION POUR *C. vexillifer*.

$n = 103$ $\Sigma X = 4169$ $\Sigma Y = 1472$

$\Sigma X^2 = 182055$ $\Sigma Y^2 = 22634{,}5$

$Sx^2 = 130{,}50676$ $Sy^2 = 15{,}664343$

$Sx = 11{,}423955$ $Sy = 3{,}9578204$

$\Sigma XY = 63834{,}5$

$\bar{X} = 40{,}475728$ $\bar{Y} = 14{,}291262$

$a = \dfrac{Sy}{Sx} = 0{,}3464492$ $b = \bar{Y} - a\bar{X} = 0{,}268479$

$$y = 0{,}35x + 0{,}27$$

Le coefficient de corrélation r est égal à environ 0,92. Ses limites de confiance sont 0,920 ... et 0,923.

3) COMPARAISON DES DEUX DROITES.

a) *Signification de pente des deux droites.*

C. signifer : $y_s = 0{,}39 - 0{,}7$; $r_s = 0{,}98$; $n_s = 25$

C. vexillifer : $y_v = 0{,}35 + 0{,}27$; $r_v = 0{,}92$; $n_v = 103$

z_a étant égal à 1,94, la différence observée n'est donc pas significative.

Source MNHN, Paris

b) *Signification de position des deux droites.*

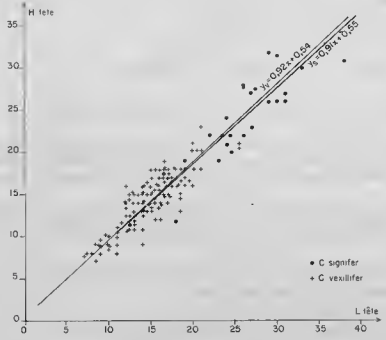
Si $X_0 = \bar{X}_s = 64{,}78$ on a $z_b = 0{,}41$: le test n'est donc pas significatif.

CONCLUSION : En conséquence, la longueur de la tête par rapport à la longueur standard de l'animal, ne peut pas être prise en considération pour séparer les deux espèces. La longueur de la tête est comprise environ 3 fois dans la longueur standard. La tête croît de la même manière chez les deux espèces.

IV — ÉTUDE DU RAPPORT HAUTEUR TÊTE SUR LONGUEUR TÊTE (Tab. IV).

Aucune précision n'a été donnée sur ce rapport par C. PATTERSON. L'étude a été menée sur 25 *Ctenothrissa signifer* et 131 *Ctenothrissa vexillifer*.

TABLEAU IV. — Étude de la hauteur de la tête (*H. tête*) en fonction de sa longueur (*L.tête*) chez *C. signifer* et *C. vexillifer*.



1) CALCUL DE L'ÉQUATION DE LA DROITE DE RÉGRESSION POUR *C. signifer*.

$n = 25$ $\quad \Sigma X = 644$ $\qquad \Sigma Y = 598{,}5$

$\Sigma X^2 = 17310{,}5$ $\qquad \Sigma Y^2 = 14922{,}75$

$Sx^2 = 30{,}044166$ $\qquad Sy^2 = 24{,}7775$

$Sx = 5{,}4812558$ $\qquad Sy = 4{,}9777002$

$\Sigma XY = 15992$

$\bar{X} = 25{,}76$ $\qquad \bar{Y} = 23{,}94$

$a = \dfrac{Sy}{Sx} = 0{,}9081313$ $\qquad b = \bar{Y} - a\bar{X} = 0{,}546538$

$$y = 0{,}91x + 0{,}55$$

Le coefficient de corrélation est $r = 0{,}88$. Ses limites de sécurité sont 0,82 ... et ... 0,95.

Source MNHN, Paris

2) CALCUL DE L'ÉQUATION DE LA DROITE DE RÉGRESSION POUR *C. vexillifer*.

$n = 131$ $\Sigma X = 1916{,}5$ $\Sigma Y = 1839{,}5$

$\Sigma X^2 = 30019{,}75$ $\Sigma Y^2 = 27517{,}25$

$Sx^2 = 15{,}244576$ $Sy^2 = 12{,}977076$

$Sx = 3{,}9044303$ $Sy = 3{,}6023708$

$\Sigma XY = 28325{,}75$

$\bar{X} = 14{,}62977$ $\bar{Y} = 14{,}041984$

$a = \dfrac{Sy}{Sx} = 0{,}9226367$ $b = \bar{Y} - a\bar{X} = 0{,}544022$

$$y = 0{,}92x + 0{,}54$$

Le coefficient de corrélation est $r = 0{,}76$. Ses limites de confiance sont 0,64 ... et ... 0,81.

3) COMPARAISON DES DEUX DROITES.

a) *Signification de pente des deux droites.*

C. signifer : $y_s = 0{,}91x + 0{,}55$; $r_s = 0{,}88$; $n_s = 25$.

C. vexillifer : $y_v = 0{,}92x + 0{,}54$; $r_v = 0{,}76$; $n_v = 131$

z_a est égal à 0,099 ce qui n'est absolument pas significatif

b) *Signification de position des deux droites.*

Si $X_o = \bar{X}_s = 25{,}76$, on a $z_b = 0{,}46$ ce qui n'est pas non plus significatif.

CONCLUSION : Ce caractère ne peut donc pas entrer en considération pour la différenciation des espèces étudiées. Chez *Ctenothrissa signifer* comme chez *Ctenothrissa vexillifer*, la hauteur de la tête est sensiblement égale à la longueur de la tête au cours de la croissance de l'animal.

V – POSITION RELATIVE DE LA NAGEOIRE DORSALE ET DES NAGEOIRES PELVIENNES. ÉTUDE DU RAPPORT LONGUEUR ANTÉ-DORSALE SUR LONGUEUR ANTÉ-PELVIENNES (Tab. V).

D'après C. PATTERSON (1964 : 367), la nageoire dorsale s'élèverait :

– au-dessus de l'origine des pelviennes chez *C. signifer*.
– derrière l'origine des pelviennes chez *C. vexillifer*.

L'étude qui suit a été faite sur 25 *Ctenothrissa signifer* et 127 *Ctenothrissa vexillifer*.

1) CALCUL DE L'ÉQUATION DE LA DROITE DE RÉGRESSION POUR *C. signifer*.

$n = 25$ $\Sigma X = 607$ $\Sigma Y = 658$

$\Sigma X^2 = 15407{,}5$ $\Sigma Y^2 = 18289$

$Sx^2 = 27{,}8975$ $Sy^2 = 40{,}435$

$Sx = 5{,}2818084$ $Sy = 6{,}358852$

$\Sigma XY = 16646$

$\bar{X} = 24{,}28$ $\bar{Y} = 26{,}32$

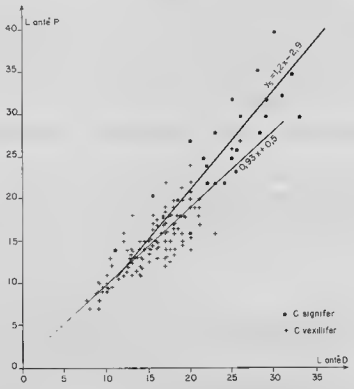
$a = \dfrac{Sy}{Sx} = 1{,}2039156$ $b = \bar{Y} - a\bar{X} = -2{,}91107$

$$y = 1{,}2x - 2{,}9$$

Le coefficient de corrélation r est égal à environ 0,83.

Source MNHN, Paris

TABLEAU V. — Étude de la position relative des nageoires dorsale et pelviennes par comparaison des longueurs anté-dorsale et anté-pelviennes. (*L.anté D/L.anté P*) chez *C. signifer* et *C. vexillifer*.



2) CALCUL DE L'ÉQUATION DE LA DROITE DE RÉGRESSION POUR *C. vexillifer*.

$n = 127$ $\Sigma X = 1968$ $\Sigma Y = 1890$

$\Sigma X^2 = 32149$ $\Sigma Y^2 = 29550{,}5$

$Sx^2 = 13{,}117055$ $Sy^2 = 11{,}299436$

$Sx = 3{,}6217475$ $Sy = 3{,}3614633$

$\Sigma XY = 30544{,}75$

$\bar{X} = 15{,}496062$ $\bar{Y} = 14{,}881889$

$a = \dfrac{Sy}{Sx} = 0{,}9281331$ $b = \bar{Y} - a\bar{X} = 0{,}499481$

$$y = 0{,}93x + 0{,}5$$

Le coefficient de corrélation r est égal à environ 0,81. Ses limites de confiance sont 0,75 ... et ... 0,87.

3) COMPARAISON DES DEUX DROITES.

a) *Signification de pente des deux droites.*

C. signifer : $y_s = 1{,}2x - 2{,}9$; $r_s = 0{,}83$; $n_s = 25$

C. vexillifer : $y_v = 0{,}93x + 0{,}5$; $r_v = 0{,}81$; $n_v = 127$.

Source MNHN, Paris

z_a = 2,3585791, par conséquent le test est significatif à 95% (puisque supérieur à 1,96) mais n'est pas significatif à 99% (puisque inférieur à 2,56).

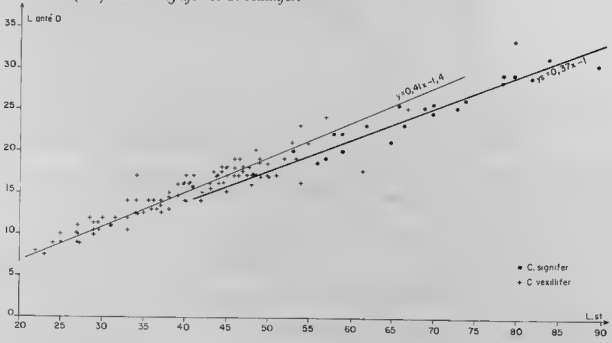
b) *Signification de position des deux droites.*

Si $\bar{X}_o = \bar{X}_s$ = 24,28, on a z_b 9,7757153. Par conséquent ce test est très significatif (P = 99). Cependant, avant de décider si ce caractère peut être considéré comme valable pour séparer les deux espèces, il est nécessaire d'étudier les positions des nageoires dorsale et pelviennes sur le corps de l'animal au cours de sa croissance. En effet, si l'on admet comme hypothèse de départ que les deux espèces sont confondues, pour comprendre les positions respectives des nageoires dorsale et pelviennes chez les « petites formes » et chez les « grandes formes », il est nécessaire d'admettre le déplacement d'une (ou des deux) nageoires de manière à ce que le rapport s'inverse.

Va — ÉTUDE DU RAPPORT LONGUEUR ANTÉ-DORSALE SUR LONGUEUR STANDARD (Tab. Va).

Étude réalisée sur 24 *Ctenothrissa signifer* et 95 *Ctenothrissa vexillifer.*

TABLEAU V a. — Étude de la position de la nageoire dorsale (*L.anté D*) en fonction de la longueur standard (*L.st*) chez *C. signifer* et *C. vexillifer.*



1) CALCUL DE L'ÉQUATION DE LA DROITE DE RÉGRESSION POUR *C. signifer.*

$n = 24$ $\quad \Sigma X = 1602{,}5$ $\quad \Sigma Y = 575$

$\Sigma X^2 = 111379{,}75$ $\quad \Sigma Y^2 = 14386{,}5$

$Sx^2 = 190{,}41304$ $\quad Sy^2 = 26{,}541695$

$Sx = 13{,}799023$ $\quad Sy = 5{,}1518632$

$\Sigma XY = 39966{,}5$

$\bar{X} = 66{,}770833$ $\quad \bar{Y} = 23{,}958333$

$a = \dfrac{Sy}{Sx} = 0{,}3733498$ $\quad b = \bar{Y} - a\bar{X} = -0{,}970544$

$$y = 0{,}37x - 1$$

Source : MNHN, Paris

Le coefficient de corrélation r est égal à environ 0,96. Ses limites de confiance sont 0,94 ... et ... 0,97.

2) CALCUL DE L'ÉQUATION DE LA DROITE DE RÉGRESSION POUR *C. vexillifer*.

$n = 95$ $\Sigma X = 3910,5$ $\Sigma Y = 1459,5$
$\Sigma X^2 = 169339,75$ $\Sigma Y^2 = 23808,25$
$Sx^2 = 89,055638$ $Sy^2 = 14,741723$
$Sx = 9,4369294$ $Sy = 3,8394951$
$\Sigma XY = 63251,25$

$\bar{X} = 41,163157$ $\bar{Y} = 15,363157$

$a = \frac{Sy}{Sx} = 0,4068585$ $b = \bar{Y} - a\bar{X} = -1,384423$

$$y = 0,41x - 1,4$$

Le coefficient de corrélation est $r = 0,90$. Ses limites de confiance sont 0,885 ... et ... 0,922.

3) COMPARAISON DES DEUX DROITES.

a) *Signification de pente des deux droites.*

C. signifer : $y_s = 0,37_x - 1$; $r_s = 0,96$; $n_s = 25$
C. vexillifer : $y_v = 0,41_x - 1,4$; $r_v = 0,90$; $n_v = 0,95$

$z_a = 1,4458284$, donc le test n'est pas significatif ; par conséquent la longueur anté-dorsale évolue de la même manière chez les deux espèces par rapport à la longueur standard.

b) *Signification de position des deux droites.*

Si $X_o = \bar{X}_s = 41,163157$, on a $z_b = 4,3261359$; par conséquent le test est très significatif (à P = 99), ce qui signifie que pour une même longueur standard, la longueur anté-dorsale est différente chez les deux espèces (plus petite chez *Ctenothrissa signifer*).

Vb – ÉTUDE DU RAPPORT LONGUEUR ANTÉ-PELVIENNES SUR LONGUEUR STANDARD (Tab. Vb).

1) CALCUL DE L'ÉQUATION DE LA DROITE DE RÉGRESSION POUR *C. signifer*.

$n = 25$ $\Sigma X = 1671,5$ $\Sigma Y = 666$
$\Sigma X^2 = 116420,75$ $\Sigma Y^2 = 18793$
$Sx^2 = 194,34458$ $Sy^2 = 43,781666$
$Sx = 13,940752$ $Sy = 6,6167715$
$\Sigma XY = 46422,25$

$\bar{X} = 66,86$ $\bar{Y} = 26,64$

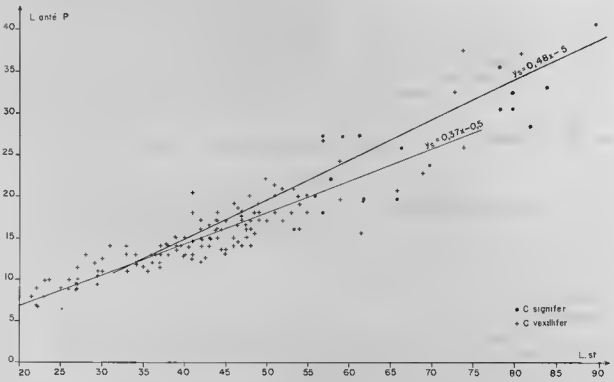
$a = \frac{Sy}{Sx} = 0,4746351$ $b = \bar{Y} - a\bar{X} = -5,094102$

$$y = 0,48x - 5$$

Le coefficient de corrélation est $r = 0,85$. Ses limites de confiance sont 0,79... et ...0,90.

Source MNHN, Paris

TABLEAU V b. — Étude de la position des nageoires pelviennes (*L.anté P*) en fonction de la longueur standard (*L.st*) chez *C. signifer* et *C. vexillifer*.



2) CALCUL DE L'ÉQUATION DE LA DROITE DE RÉGRESSION POUR *C. vexillifer*.

$n = 122$ $\quad \Sigma X = 5069{,}5$ $\quad \Sigma Y = 1800{,}5$

$\Sigma X^2 = 222179{,}25$ $\quad \Sigma Y^2 = 28120{,}75$

$Sx^2 = 95.247190$ $\quad Sy^2 = 12{,}7984950$

$Sx = 9{,}7594666$ $\quad Sy = 3{,}5774984$

$\Sigma XY = 78627{,}75$

$\bar{X} = 41{,}553278$ $\quad \bar{Y} = 14{,}758196$

$a = \dfrac{Sy}{Sx} = 0{,}366567$ $\qquad b = \bar{Y} - a\bar{X} = -0{,}473864$

$$y = 0{,}37x - 0{,}5$$

Le coefficient de corrélation est $r = 0{,}88$. Ses limites de confiance sont 0,85 ... et ... 0,90.

3) COMPARAISON DES DEUX DROITES.

a) *Signification de pente des deux droites.*

C. signifer : $y_s = 0{,}48_x - 5$; $r_s = 0{,}85$; $n_s = 25$

C. vexillifer : $y_v = 0{,}37_x - 0{,}5$; $r_v = 0{,}88$; $n_v = 122$

On a $z_a = 2{,}1750048$, par conséquent le test n'est significatif qu'à P = 95, puisque supérieur à 1,96 mais inférieur à 2,56. Les nageoires pelviennes sembleraient se déplacer légèrement plus vers l'arrière, au cours de la croissance, chez *Ctenothrissa signifer*, que chez *Ctenothrissa vexillifer*.

Source MNHN, Paris

b) *Signification de position des deux droites.*

Si $X_a = \bar{X}_f = 66,86$, on a $z_b = 16,48999$. Le test est alors très significatif ($P = 99$) puisque nettement supérieur à 2,56.

Par conséquent, pour une même longueur standard chez les deux espèces, la longueur anté-pelviennes est différente (les nageoires pelviennes sont plus éloignées de l'avant du museau chez *Ctenothrissa signifer* que chez *Ctenothrissa vexillifer*). Cette différence s'accentue légèrement lorsque la longueur standard s'accroît.

CONCLUSION : Si l'on revient au problème de la position relative des nageoires dorsale et pelviennes chez les deux espèces, on constate, à partir des 3 courbes précédentes (V, Va et Vb) que ce critère de différenciation est valable, à savoir que les nageoires pelviennes sont situées en avant du début de la dorsale chez *Ctenothrissa vexillifer* et en arrière du début de la dorsale chez *Ctenothrissa signifer*. En effet, puisque seule une allométrie minorante, légèrement plus forte chez *Ctenothrissa signifer* que chez *Ctenothrissa vexillifer*, a été constatée lors de l'étude de la position des nageoires pelviennes au cours de la croissance, les rapports longueur anté-dorsale sur longueur anté-pelviennes ne peuvent pas s'inverser au cours de la croissance des « petites formes » (= *C. vexillifer*) aux « grandes formes » (= *C. signifer*). La position des nageoires dorsale et pelviennes est donc définie dès le départ.

N. B. Il faut cependant ramener la valeur de ce caractère à de justes proportions, en considérant que la position des nageoires dorsale et pelviennes peut varier assez fortement lors de la fossilisation (ce que nous indiquent les coefficients de corrélation qui sont légèrement moins élevés que pour les courbes précédentes, puisque égaux à 0,85 et à 0,88).

VI — ÉTUDE DU RAPPORT LONGUEUR LÉPIDOTRICHES DORSAUX SUR HAUTEUR MAXIMALE DU TRONC (Tab. VI)

C. PATTERSON (1964 : 367) estime que la longueur du plus grand lépidotriche dorsal est égale à la hauteur du tronc chez *Ctenothrissa signifer* et seulement aux 2/3 de cette même hauteur, chez *Ctenothrissa vexillifer*.

L'étude qui suit a été réalisée sur 16 *C. signifer* et 77 *C. vexillifer*.

1) CALCUL DE L'ÉQUATION DE LA DROITE DE RÉGRESSION POUR *C. signifer*.

$n = 16$ $\quad \Sigma X = 465,5$ $\quad \Sigma Y = 455,5$

$\Sigma X^2 = 13656,75$ $\quad \Sigma Y^2 = 13552,75$

$Sx^2 = 7,574$ $\quad Sy^2 = 39,015666$

$Sx = 2,7520901$ $\quad Sy = 6,2462521$

$\Sigma XY = 13214,5$

$\bar{X} = 29,09375$ $\quad \bar{Y} = 28,46875$

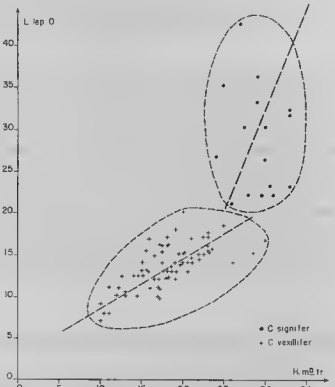
$a = \dfrac{Sy}{Sx} = 2,2696393$ $\quad b = \bar{Y} - a\bar{X} = -37,563568$

$$y = 2,27x - 37,5$$

Le coefficient de corrélation est $r = 0,14$, donc excessivement faible. Il est impossible dans ces conditions de représenter valablement la relation qui relie ces deux variables par une droite de type $y = ax + b$.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU VI. — Étude de la longueur des lépidotriches dorsaux (*L.lep. D*) en fonction de la hauteur maximale du tronc (*H.m^a.tr*) chez *C. signifer* et *C. vexillifer*.



2) CALCUL DE L'ÉQUATION DE LA DROITE DE RÉGRESSION POUR *C. vexillifer*.

$n = 77$ $\quad \Sigma X = 1408{,}5$ $\quad \Sigma Y = 1060$

$\Sigma X^2 = 27349$ $\quad \Sigma Y^2 = 15152{,}5$

$Sx^2 = 20{,}5659292$ $\quad Sy^2 = 7{,}3722763$

$Sx = 4{,}5659292$ $\quad Sy = 2{,}7151936$

$\Sigma XY = 19569{,}25$

$\bar{X} = 18{,}292207$ $\quad \bar{Y} = 13{,}676233$

$a = \dfrac{Sy}{Sx} = 0{,}5946639$ $\quad b = \bar{Y} - a\bar{X} = 2{,}798518$

$$y = 0{,}59x + 2{,}8$$

Le coefficient de corrélation est $r = 0{,}25$, donc insuffisant pour accepter la représentation de la relation étudiée par une courbe de type $y = ax + b$.

Il n'est pas possible de remplacer la fonction $y = ax + b$ par une autre fonction de type différent. En fait, il est évident que la dispersion vient de la difficulté d'avoir des individus dont la nageoire dorsale soit complète. Il manque souvent — et il est difficile de le savoir — un certain nombre d'articles terminaux des lépidotriches. On peut donc estimer que plus les mesures sont grandes (relativement par rapport à la longueur standard) et plus — statistiquement — elles ont des chances d'être valables.

Source MNHN, Paris

Par conséquent, si l'on élimine les mesures les plus faibles de chaque échantillon, on constate qu'il n'y a aucune interférence entre les deux nuages de points.

CONCLUSION : La longueur du plus grand lépidotriche de la nageoire dorsale chez *C. signifer* est très supérieure à la hauteur maximale du tronc et peut même atteindre 1,5 fois cette dimension. Chez *C. vexillifer*, la longueur du plus grand lépidotriche est toujours inférieure à la hauteur maximale du tronc (une seule exception sur 77 individus où la longueur du plus grand lépidotriche est égale à la hauteur maximale du tronc). À défaut de données plus valables permettant des calculs plus exacts, je me limiterai à ces résultats.

VII – ÉTUDE DE LA LONGUEUR DES LÉPIDOTRICHES PELVIENS

D'après C. PATTERSON (1964 : 367) les nageoires pelviennes atteignent l'origine de la nageoire anale chez *C. vexillifer* et pratiquement l'extrémité de la base de la nageoire anale chez *C. signifer*. Il m'a paru intéressant, avant de comparer la longueur des lépidotriches par rapport à la position de la nageoire anale, d'étudier cette longueur par rapport à la longueur standard, et d'étudier également la position de la nageoire anale par rapport à la longueur standard.

VII a) ÉTUDE DE LA LONGUEUR DES LÉPIDOTRICHES PELVIENS PAR RAPPORT À LA LONGUEUR STANDARD (Tab. VII a).

1) ÉTUDE DE L'ÉQUATION DE LA DROITE DE RÉGRESSION POUR *C. signifer*.

$n = 18$ $\Sigma X = 1188{,}5$ $\Sigma Y = 588$

$\Sigma X^2 = 82301{,}75$ $\Sigma Y^2 = 19997$

$Sx^2 = 225{,}16111$ $Sy^2 = 46{,}411764$

$Sx = 15{,}005369$ $Sy = 6{,}8126179$

$\Sigma XY = 40306$

$\bar{X} = 66{,}027777$ $\bar{Y} = 32{,}666666$

$a = \dfrac{Sy}{Sx} = 0{,}454012$ $b = \bar{Y} - a\bar{X} = 2{,}689263$

$$y = 0{,}45x + 2{,}7$$

Le coefficient de corrélation est $r = 0{,}85$. Ses limites de confiance sont 0,53 ... et 0,96.

2) ÉTUDE DE L'ÉQUATION DE LA DROITE DE RÉGRESSION POUR *C. vexillifer*.

$n = 94$ $\Sigma X = 4051$ $\Sigma Y = 1660{,}25$

$\Sigma X^2 = 182366{,}5$ $\Sigma Y^2 = 30603{,}25$

$Sx^2 = 83{,}716559$ $Sy^2 = 13{,}758354$

$Sx = 9{,}1496753$ $Sy = 3{,}7092255$

$\Sigma XY = 74104{,}25$

$\bar{X} = 43{,}095744$ $\bar{Y} = 19{,}579787$

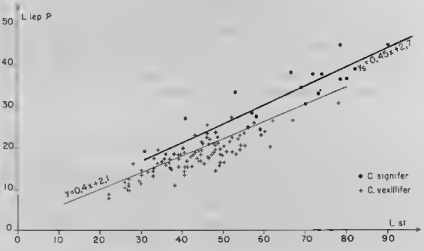
$a = \dfrac{Sy}{Sx} = 0{,}4053942$ $b = \bar{Y} - a\bar{X} = 2{,}109023$

$$y = 0{,}4x + 2{,}1$$

Le coefficient de corrélation est $r = 0{,}82$. Ses limites de confiance sont 0,70 ... et 0,89.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU VII a. — Étude de la longueur des lépidotriches pelviens (*L.lep.P*) en fonction de la longueur standard (*L.st*) chez *C. signifer* et *C. vexillifer*.



3) COMPARAISON DES DEUX DROITES.

a) *Signification de pente des deux droites.*

C. signifer : $y_s = 0{,}45x + 2{,}7$; $r_s = 0{,}85$; $n_s = 18$
C. vexillifer : $y_v = 0{,}40x + 2{,}1$; $r_v = 0{,}82$; $n_v = 95$

On obtient $z_a = 0{,}05$ ce qui n'est pas significatif. En conséquence, la croissance des lépidotriches pelviens de *C. signifer* et de *C. vexillifer* se fait à des vitesses semblables.

b) *Signification de position des deux droites.*

Si $X_o = \bar{X}_s = 66{,}027777$, on a $z_b = 7{,}24$ ce qui est très significatif (P = 99).

On peut donc conclure de cette étude que les nageoires pelviennes de *C. signifer* diffèrent de celles de *C. vexillifer* par leur longueur plus grande et ce dès les stades les plus jeunes.

VII b — ÉTUDE DE LA LONGUEUR ANTÉ-ANALE PAR RAPPORT À LA LONGUEUR STANDARD (Tab. VII b)

Puisqu'il s'agit de connaître les relations existant entre les extrémités des lépidotriches pelviens et la base de la nageoire anale, il est nécessaire de savoir si cette nageoire anale (dont la longueur de base varie régulièrement en fonction de la longueur standard chez les deux espèces) occupe une position identique chez *C. signifer* et chez *C. vexillifer*.

1) ÉTUDE DE L'ÉQUATION DE LA DROITE DE RÉGRESSION POUR *C. signifer*.

$n = 24$ $\quad \Sigma X = 1626{,}5 \quad \Sigma Y = 1215{,}5$
$\Sigma X^2 = 114667{,}75 \quad \Sigma Y^2 = 64845{,}25$
$Sx^2 = 192{,}97826 \quad Sy^2 = 142{,}8366$
$Sx = 13{,}891661 \quad Sy = 11{,}951426$
$\Sigma XY = 86024$

$\bar{X} = 67{,}770833 \qquad \bar{Y} = 50{,}645833$

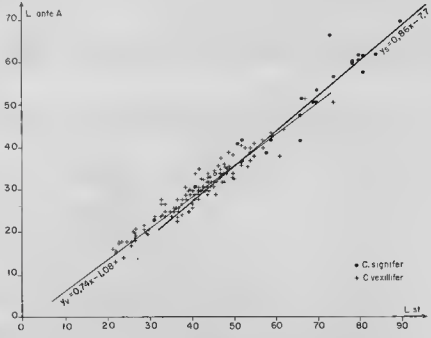
$a = \dfrac{Sy}{Sx} = 0{,}8603309 \qquad b = \bar{Y} - a\bar{X} = -7{,}659508$

$y = 0{,}86x - 7{,}7$

Le coefficient de corrélation est $r = 0{,}95$. Ses limites de confiance sont 0,85 ... et 0,98.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU VII b. — Étude de la position de la nageoire anale (*L.anté A*) en fonction de la longueur standard (*L.st*) chez *C. signifer* et *C. vexillifer*.



2) ÉTUDE DE L'ÉQUATION DE LA DROITE DE RÉGRESSION POUR *C. vexillifer*.

$n = 129$ $\quad \Sigma X = 5422{,}5$ $\quad \Sigma Y = 3890{,}5$

$\Sigma X^2 = 239180{,}75$ $\quad \Sigma Y^2 = 123542{,}75$

$Sx^2 = 87{,}864062$ $\quad Sy^2 = 48{,}511718$

$Sx = 9{,}3735831$ $\quad Sy = 6{,}9650353$

$\Sigma XY = 171589$

$\bar{X} = 42{,}034883$ $\quad \bar{Y} = 30{,}158914$

$a = \dfrac{Sy}{Sx} = 0{,}7430794$ $\quad b = \bar{Y} - a\bar{X} = -1{,}07508$

$$y = 0{,}74x - 1{,}08$$

Le coefficient de corrélation est $r = 0{,}93$. Ses limites de confiance sont 0,90 ... et 0,96.

3) COMPARAISON DES DEUX DROITES.

a) *Signification de pente des deux droites.*

C. signifer : $y_s = 0{,}86x - 7{,}7$; $r_s = 0{,}95$; $n_s = 24$

C. vexillifer : $y_v = 0{,}74x - 1{,}08$; $r_v = 0{,}93$; $n_v = 129$

On obtient $z_a = 2{,}0061421$: la différence n'est pas significative.

b) *Signification de position des deux droites.*

Si $X_o = \bar{X}_s = 67{,}770833$, on a $z_b = 1{,}05$, donc le test n'est pas significatif.

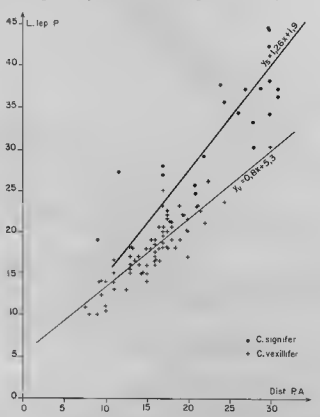
En conclusion, la longueur anté-anale varie régulièrement au cours de la croissance de chaque espèce étudiée de *Ctenothrissa* et le rapport longueur anté-anale sur longueur standard est le même chez les deux formes.

Source MNHN, Paris

VII c – ÉTUDE DE LA LONGUEUR DES LÉPIDOTRICHES PELVIENS PAR RAPPORT À LA LONGUEUR ANTÉ-ANALE (Tab. VII c)

Afin de faire les calculs avec le plus grand nombre de mesures, la partie antérieure du museau étant parfois mal conservée, j'ai préféré substituer la distance nageoires pelviennes-nageoire anale à la distance anté-anale.

TABLEAU VII c. – Étude de la longueur des lépidotriches pelviens (*L.lep.P*) en fonction de la distance séparant la base des nageoires pelviennes de l'origine de la nageoire anale (*Dist.P.-A*).



1) CALCUL DE L'ÉQUATION DE LA DROITE DE RÉGRESSION POUR *C. signifer*.

$n = 22$ $\Sigma X = 547$ $\Sigma Y = 728{,}5$

$\Sigma X^2 = 14169{,}5$ $\Sigma Y^2 = 25019{,}75$

$Sx^2 = 27{,}099571$ $Sy^2 = 42{,}688857$

$Sx = 5{,}20572408$ $Sy = 6{,}533671$

$\Sigma XY = 18806{,}75$

$\bar{X} = 24{,}863636$ $\bar{Y} = 33{,}113636$

$a = \frac{Sy}{Sx} = 1{,}2550934$ $b = \bar{Y} - a\bar{X} = 1{,}907451$

$$y = 1{,}26x + 1{,}9$$

Le coefficient de corrélation est $r = 0{,}97$. Ses limites de confiance sont 0,91 ... et 0,99.

Source : MNHN, Paris

2) CALCUL DE L'ÉQUATION DE LA DROITE DE RÉGRESSION POUR *C. Vexillifer.*

$n = 75$ $\Sigma X = 1194{,}5$ $\Sigma Y = 1360{,}5$

$\Sigma X^2 = 20186{,}75$ $\Sigma Y^2 = 25439{,}75$

$Sx^2 = 15{,}707405$ $Sy^2 = 10{,}274067$

$Sx = 3{,}9632568$ $Sy = 3{,}2053185$

$XY = 22658$

$\bar{X} = 15{,}926666$ $\bar{Y} = 18{,}14$

$a = \frac{Sy}{Sx} = 0{,}808587$ $b = \bar{Y} - a\bar{X} = 5{,}261905$

$$y = 0{,}8x + 5{,}3$$

Le coefficient de corrélation est $r = 0{,}94$. Ses limites de confiance sont 0,90 ... et 0,97.

3) COMPARAISON DES DEUX DROITES.

a) *Signification de pente des deux droites.*

C. signifer : $y_s = 1{,}26_x + 1{,}9$; $r_s = 0{,}97$; $n_s = 22$

C. vexillifer : $y_v = 0{,}8_x + 5{,}3$; $r_v = 0{,}94$; $n_v = 75$

On obtient $z_a = 6{,}34$ donc très significatif (P = 99).

b) *Signification de position des deux droites.*

Si $X_o = \bar{X}_t = 24{,}863636$, on a $z_b = 28{,}5$ donc également très significatif au niveau P = 99.

CONCLUSION : En conséquence, chez les deux espèces, l'extrémité postérieure des lépidotriches pelviens dépasse l'origine de la nageoire anale ; la position des nageoires pelviennes, plus avancées chez *C. signifer* n'intervenant pas ici.

Par ailleurs, les extrémités postérieures des lépidotriches pelviens atteignent des niveaux différents selon les espèces considérées ; nettement avant l'extrémité postérieure de la base de la nageoire anale chez *C. vexillifer*, ils l'atteignent largement et même parfois la dépassent chez *C. signifer*. La position plus ou moins avancée des nageoires pelviennes peut influer sur ce résultat : nous n'y avons pas cependant attaché d'importance car d'une part la nageoire anale est plus reculée chez *C. signifer* que chez *C. vexillifer* (ce qui compense la position des nageoires pelviennes), et d'autre part l'intérêt de notre étude morphométrique par traitement statistique était la séparation des deux espèces, la causalité de certaines différences n'important pas. Dans le cas présent seuls sont intéressants les faits que :

1) Les lépidotriches pelviens sont plus longs chez *C. signifer* que chez *C. vexillifer.*

2) Le niveau antérieur de la nageoire anale n'est pas un niveau repère utile à leur différenciation (en fonction de la position des extrémités distales des lépidotriches pelviens).

3) Les extrémités des lépidotriches pelviens atteignent ou dépassent (chez *C. signifer*) ou n'atteignent pas (chez *C. vexillifer*), l'extrémité postérieure de la base de la nageoire anale.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Les résultats obtenus lors de l'étude statistique sont donc :

1) Longueur standard de *C. signifer* supérieure à celle de *C. vexillifer.*

2) Hauteur maximale du tronc égale à environ la moitié de la longueur standard chez les deux espèces.

Source MNHN, Paris

3) Longueur de la tête égale à environ 1/3 de la longueur standard chez les deux espèces.

4) Hauteur maximale de la tête égale à sa longueur chez les deux espèces.

5) Longueur anté-dorsale plus petite chez *C. signifer* que chez *C. vexillifer*, la longueur anté-pelviennes étant, au contraire, plus grande. De ce fait, la nageoire dorsale est située en avant des nageoires pelviennes chez *C. signifer* (contrairement à ce qui s'observe chez *C. vexillifer*).

6) Longueur des lépidotriches dorsaux supérieure à la hauteur maximale du tronc chez *C. signifer* et inférieure à cette même hauteur chez *C. vexillifer*.

7) Extrémité distale des lépidotriches des nageoires pelviennes dépassant légèrement l'extrémité antérieure de la base de la nageoire anale chez *C. vexillifer*, tandis qu'elle atteint et parfois dépasse l'extrémité postérieure de la base de la nageoire anale chez *C. signifer*.

Les caractères 2, 3 et 4, communs aux deux espèces, ne sont donc d'aucun intérêt pour leur distinction spécifique, contrairement aux diagnoses proposées par C. PATTERSON (1964 : 367).

Le caractère 1, est en accord avec les données de C. PATTERSON.

Les résultats relatifs au caractère 5 confirment les données de C. PATTERSON pour *C. vexillifer* mais modifient légèrement celles de *C. signifer* (la nageoire dorsale étant située en arrière des pelviennes et non au-dessus). À noter que pour une même longueur standard, la longueur anté-dorsale est plus petite chez *C. signifer* que chez *C. vexillifer*, et que la longueur anté-anale est au contraire plus grande).

La signification du caractère 6 est légèrement différente de l'interprétation donnée par C. PATTERSON. En effet, chez *C. vexillifer*, la longueur des lépidotriches dorsaux représente jusqu'aux 3/4 de la hauteur du tronc (et non seulement les 2/3), ce qui rapproche les deux espèces.

À propos du caractère 7, il faut noter que non seulement l'extrémité distale des lépidotriches pelviens de *C. signifer* dépasse l'extrémité postérieure de la base de la nageoire anale, mais que celle des lépidotriches pelviens de *C. vexillifer* dépasse presque toujours le début de la nageoire anale.

En conclusion, on constate que les deux espèces *C. vexillifer* et *C. signifer* ne diffèrent que par très peu de caractères. L'hypothèse selon laquelle on trouverait des jeunes dans un gisement (*C. vexillifer* à Hakel) et des adultes dans l'autre (*C. signifer* à Hadjula), — ce qui supposerait une migration lors de la période de frai, puisque les deux gisements sont séparés par une trentaine de km — ne peut être prise en considération, d'autant plus qu'aucun spécimen « adulte » (= *C. signifer*) n'a pu être découvert à Hakel où abonde *C. vexillifer*.

CTENOTHRISSA protodorsalis nov. sp.

Fig. 13 à 18, Pl. III, fig. 1-2-3.

Diagnose : Petit poisson de longueur standard n'atteignant pas 40 mm — hauteur maximale du tronc comprise moins de 3 fois dans la longueur standard — tête plus longue que haute — os de la tête très faiblement ornementés — opercule et sousopercule recouverts d'écailles — nageoire dorsale débutant très en avant des nageoires pelviennes et comprenant 17 (ou 18 ?) lépidotriches — nageoires pelviennes atteignant l'origine de la nageoire anale — nageoire anale composée de 11 lépidotriches — 30 vertèbres — écailles cténoïdes recouvertes de petites épines.

— *Holotype :* M.N.H.N. de Paris, n° 1939 — 13 — 25 (Coll. C. ARAMBOURG). Individu inclus dans la résine et préparé à l'acide.

— *Matériel :* En plus de l'holotype, un seul individu inventorié MNHNP HAK — 73 — 62 (Coll. M. GAUDANT) également inclus dans la résine et préparé à l'acide.

— *Horizon et gisement :* Cénomanien inférieur de Hakel (Liban).

Source : MNHN, Paris

— *Mensurations :*

n°	L.T.	L.st.	H.tr.	L.tête	H.tête	L.a.D.	L.a.P.	L.a.A
M.N.H.N.P.								
1939.13.25	46 mm	37 mm	14 mm	15 mm	11 mm	13 mm	19 mm	29 mm
HAK.73.62	38 mm	30 mm	10 mm	11 mm	(9 mm)	10,5 mm	13 mm	22 mm
moyenne	42	35,5	17	13	10	11,75	16	25,5
% par rapport L.st.	118	100	47,8	36,6	28,1	31,1	45,1	71,8

— *Formules :* C.V. = 30 = 13 + 17 (5)
D = 4 + 13 (14 ?)/(17)
A = 1 + 10/(10)
Pect = 1 + 7
Pelv = 1 + 7
Caud = 7 + 1 + 9/8 + 1 + 5

DESCRIPTION ANATOMIQUE

I — FORME GÉNÉRALE DU CORPS

Petit poisson au corps fusiforme caractérisé par la position très avancée de sa nageoire dorsale, dont les lépidotriches sont approximativement égaux en longueur à la moitié de la hauteur maximale du tronc.

II — DESCRIPTION DE LA TÊTE (Fig. 13-14-15-16).

Seules seront notées ici les différences avec les espèces *C. signifer*, *C. vexillifer* et *C. enigmatica.*

1) *L'arc maxillaire* (Fig. 13).

À la partie articulaire du maxillaire (*Mx*), qui est mal conservée, fait suite immédiatement la plaque postérieure. La zone intermédiaire tubulaire est ici doublée ventralement par une lame osseuse. Cette forme plus trapue se rapproche de celle observée par C. PATTERSON (1964, fig. 9) chez *C. radians*, mais ici la plaque postérieure dentée est nettement plus longue. Le bourrelet correspondant à la zone intermédiaire s'efface au niveau du bord postérieur du supramaxillaire antérieur, comme chez *C. vexillifer.*

Le maxillaire est surmonté par deux supramaxillaires, bien développés. Le supramaxillaire postérieur (*Smx 2*) dépasse largement vers l'arrière le bord postérieur du maxillaire. Son processus antérieur se poursuit sur sa propre surface et se double d'un second bourrelet. Aucune ornementation n'est visible sur les supramaxillaires.

Source : MNHN, Paris

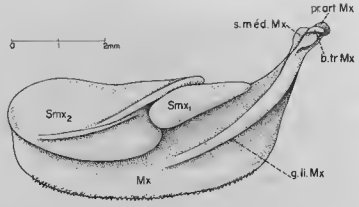


FIG. 13. — *Ctenothrissa protodorsalis* nov. sp. : Mâchoire supérieure en vue latérale (× 12,5 env.). D'après les individus 1939-13-25 (M.N.H.N.P.) et HAK-73-62 (M.N.H.N.P.).

2) *La mandibule* (Fig. 13).

Elle est assez semblable à celle décrite chez *C. signifer*, le bord inférieur, convexe dans sa partie postérieure, devenant concave vers l'avant. Le bord alvéolaire du dentaire ne semble denté que dans sa partie antérieure, comme c'est le cas chez *C. vexillifer*. On y observe également une forte dépression, correspondant à l'insertion des ligaments labiaux, située presque à mi-hauteur du processus alvéolaire du dentaire. A partir de cette dépression se forme un bourrelet dirigé vers l'arrière.

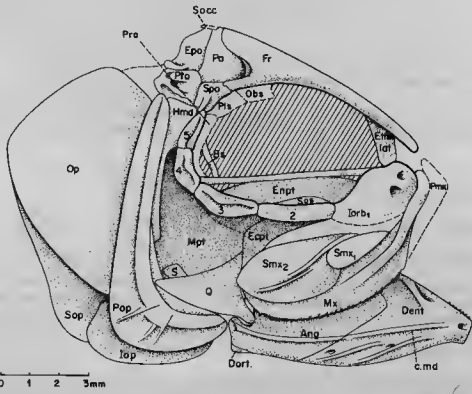


FIG. 14. — *Ctenothrissa protodorsalis* nov. sp. . Reconstitution de la tête en vue latérale (× 7,5 env.). D'après l'individu 1939-13-25 (holotype, M.N.H.N.P.).

Source : MNHN, Paris

Le canal mandibulaire (*c.md*) court dans un tube fermé, qui s'ouvre par au moins 4 pores : 3 sur le dentaire et 1 postérieur sur l'angulaire. Les 2e et 3e pores, situés le long du bord inférieur de la mandibule, s'ornent chacun d'une épine dirigée postérieurement et qui se prolonge vers l'avant par un long bourrelet. Le dermarticulaire (*Dart*) est bas en vue externe, comme celui de *Ctenothrissa signifer*.

3) *Arc hyoïde et rayons branchiostèges* (Fig. 15).

L'hyomandibulaire (*Hmd*) présente une tête relativement plus large que celle des autres espèces de *Ctenothrissa*. Un fort bourrelet part de la partie postérieure de la tête et descend sans s'incurver sur le processus descendant unique.

Le cératohyal distal (*CHy 2*) est quadrangulaire, nettement plus carré que celui de *C. signifer* ou que ceux des formes de la Craie d'Angleterre (celui de *C. vexillifer* demeure mal connu). Il y a 9 rayons branchiostèges (*R.br*) : les 6 premiers sont fins, mais, à la différence de ceux de *Ctenothrissa signifer*, ils ne sont pas insérés le long du rebord en forme de sablier, mais le long du bord fin de la plaque osseuse. Les 3 suivants sont élargis à la base : le premier s'articule à la limite entre les deux cératohyaux proximal (*CHy 1*) et distal (*CHy 2*) tandis que les deux suivants s'insèrent sur le cératohyal proximal dont la forme dessinée est imparfaitement connue.

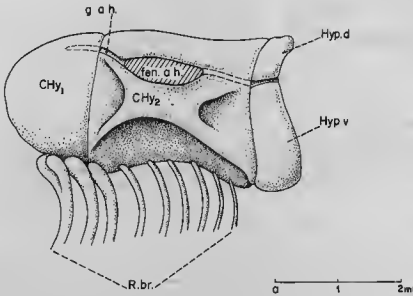


FIG. 15. — *Ctenothrissa protodorsalis* nov. sp. : Arc hyoïde en vue latérale (× 16,5 env.). D'après l'individu 1939-13-25 (holotype M.N. H.N.P.).

4) *L'appareil operculaire* (Fig. 16).

L'opercule (*Op*), assez large, est entièrement recouvert par des écailles dont la surface est ornée de nombreuses petites épines.

Le préopercule (*Pop*) est constitué de deux branches orthogonales (l'angle des deux branches est donc inférieur à celui observé chez *C. signifer* et chez *C. vexillifer*). La branche montante est plus large. Près de l'angle postéro-ventral, on remarque 3 bourrelets principaux, correspondant à des canalicules du canal préoperculaire (*c.Pop*). Quelques rides d'ornementation sont également observables : elles n'atteignent pas le bord postérieur de l'opercule.

Source : MNHN, Paris

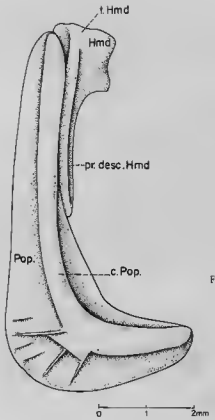


FIG. 16. — *Ctenothrissa protodorsalis* nov. sp. : Préopercule et hyomandibulaire (× 12,5 env.). D'après l'individu 1939-13-25 (holotype. M.N.H.N.P.).

5) *La série infraorbitaire.*

Elle ne semble pas présenter de particularité notable. Seul l'infraorbital 3 (*Iorb 3*) semble relativement plus haut que celui des autres formes libanaises. Le méplat suboculaire (*S.o.s*) semble exister sur toute la longueur de l'infraorbital 2 (*Iorb 2*), comme chez *C. signifer*.

II — DESCRIPTION DU SQUELETTE POST-CRÂNIEN (Fig. 17-18)

Il semble exister 30 centra, tous plus hauts que longs. Le squelette caudal axial, qui présente le schéma classique des Cténothrissiformes se rapproche beaucoup de celui de *C. signifer*. En effet, l'épine neurale de la vertèbre préurale 2 (*n.PU2*), élargie en forme de feuille, vient comme chez cette espèce, se glisser entre l'épine neurale de la vertèbre préurale 3 (*n.PU3*) et le 1er épural (*Ep 1*). Elle est toutefois plus longue, puisqu'elle représente plus des 2/3 de la longueur de l'épine neurale de la vertèbre préurale 3. Plus étroite que celle de *C. signifer* et à fortiori que celle de *C. vexillifer*, elle représente un type intermédiaire entre *C. signifer* et *C. enigmatica*, dont l'épine neurale de la vertèbre préurale 2 est longue. Le stégural (*St*) possède une plaque osseuse peu développée par rapport à *C. signifer* et *C. vexillifer*. Ce caractère dépend probablement du plus grand développement de l'épine neurale de la vertèbre préurale 2. Contrairement à ce qui a été observé chez *C. signifer* et chez *C. vexillifer*, l'échancrure antérieure du stégural n'existe pas ici. Le 6e hypural (*Hyp 6*) n'a pas pu être observé mais il est possible qu'il soit caché par la base des lépidotriches. En tout état de cause, s'il existe, il doit être moins développé que chez *C. signifer* et chez *C. vexillifer*. Les hypuraux 2 et 3 (*Hy 2* et *Hy 3*) sont en contact, comme chez *C. signifer*. Le lobe dorsal de la nageoire caudale est précédé par 7 rayons marginaux (*r.m.d*). Les plaques dermiques dorsale (*pl.d.d*) et ventrale (*pl.d.v*) ne sont pas pédonculées comme chez *C. signifer*.

Source : MNHN, Paris

La nageoire dorsale est composée de 17 lépidotriches dont la longueur n'atteint probablement pas les 2/3 de la hauteur du tronc. Le 2e lépidotriche semble articulé. La nageoire dorsale, bien que légèrement déplacée lors de la fossilisation, est située très en avant (elle débute au-dessus de l'opercule).

La nageoire anale est composée de 11 lépidotriches. Le premier seul n'est ni articulé ni bifurqué. La différence de longueur entre les premiers lépidotriches, qui sont les plus grands, et les derniers, est nettement moindre que chez *C. vexillifer* et *C. signifer*.

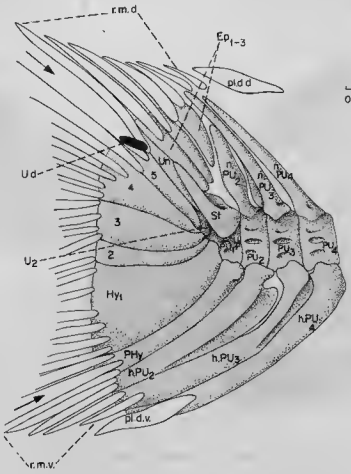


FIG. 17. — *Ctenothrissa protodorsalis* nov. sp. : Squelette caudal (× 17,75 env.). D'après l'individu 1939-13-25 (holotype, M.N.H.N.P.).

III — LES ÉCAILLES

Les écailles sont cténoïdes. La partie postérieure du champ est ornée par plusieurs séries de petites épines, comme chez *C. signifer*. Sur les écailles operculaires et sur celles de la joue, c'est tout le champ libre de l'écaille qui porte de telles épines.

AFFINITÉS

Découverte à Hakel (Liban) où n'existait jusqu'à présent que l'espèce *C. vexillifer*, *C. protodorsalis* lui ressemble par deux points : sa petite taille et la longueur de ses nageoires. Le nombre de lépidotriches aux nageoires dorsale et anale, bien que propre à cette espèce, n'est pas très différent de la

Source : MNHN, Paris

limite inférieure obtenue pour ce caractère chez *C. vexillifer*. Par contre la présente espèce ressemble plus à *C. signifer* par son anatomie crânienne, la position relative des nageoires dorsale et pelviennes (dorsale en avant des pelviennes) et par ses écailles recouvertes de petites épines (la surface des écailles de *C. vexillifer* est lisse).

C. protodorsalis diffère de ces deux espèces par : la forme de son préopercule, l'absence presque totale d'ornementation des os de la tête, le très grand développement du cératohyal distal et le mode d'insertion des rayons branchiostèges, la position très antérieure de la nageoire dorsale qui présente par ailleurs un très faible nombre de lépidotriches et, enfin, par le plus grand développement de l'épine neurale de la vertèbre préurale 2.

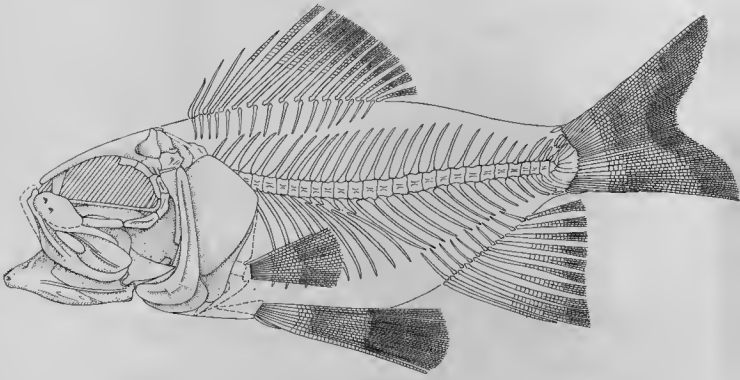


FIG. 18. — *Ctenothrissa protodorsalis* nov. sp. : Reconstitution générale (× 4 env.).

CTENOTHRISSA enigmatica nov. sp.

Fig. 19-20-21, Pl. IV, fig. 1-2.

Diagnose : Ctenothrissa dont la hauteur maximale du tronc est comprise 3 fois dans la longueur standard — os de la tête très faiblement ornementés — opercule et sous-opercule recouverts d'écailles — ceinture pectorale très développée — lépidotriches pelviens très longs, dépassant largement l'extrémité postérieure de la base de la nageoire anale — épine neurale de la 2e vertèbre préurale longue — écailles cténoïdes à surface recouverte de très petites épines.

— *Holotype :* Individu inventorié HDJ-73-49, M.N.H.N. de Paris (Collection M. Gaudant), inclus dans la résine et préparé à l'acide.

— *Matériel :* Seul l'holotype est connu.

— *Horizon et gisement :* Cénomanien moyen de Hadjula (Liban).

Source : MNHN, Paris

– *Mensurations :*

	L.T.	L.st	H.tr	L.tête	H.tête	L.a.D	L.a.A
M.N.H.N.P. HDJ-73-49	?	75 mm	30 mm	27 mm	20 mm	28 mm	68 mm
% par rapport à la L.st.	?	100 %	40	36	26,7	37,3	90,7

– *Formules :* C.V. = 14 + 17 (4)
D = 19/(18)
A = 1 + 14/(15)
Pect = 14 (?)
Pelv = 1 + 7

DESCRIPTION ANATOMIQUE

I – FORME CÉNÉRALE DU CORPS

Poisson de 75 mm environ (la colonne vertébrale étant disloquée, cette longueur est une estimation fondée sur la mise en connection des centra vertébraux successifs). La tête est légèrement plus longue que haute.

Les nageoires dorsale et pectorales s'insèrent sur la même verticale ainsi que les nageoires pelviennes : celles-ci sont très longues. La nageoire anale débute peu après la fin de la nageoire dorsale.

Le corps et la joue sont recouverts d'écailles cténoïdes ornementées de très petites épines sur toute leur surface externe.

II – DESCRIPTION DU CRÂNE

A. LE NEUROCRÂNE (Fig. 19).

La partie antérieure est très incomplète et fragmentée. Seul l'ethmoïde latéral (*Ethm.lat*) est visible. Il vient s'articuler avec la face interne du lacrymal.

Le bord postérieur des frontaux (*Fr*) présente une échancrure en V couché, partiellement recouverte par une fine lamelle osseuse. Le canal supraorbitaire (*c.s.o*) longe le bord latéral des frontaux. Il s'ouvre à l'avant par un large pore qui n'est pas sans rappeler celui observé chez *Pateroperca*. Postérieurement, il se divise en deux branches : la branche supérieure court dans un canal entièrement fermé, et ne s'ouvre qu'à sa partie terminale par un large pore ; la branche inférieure se dirige vers le ptérotique (*Pto*).

En arrière des frontaux, les pariétaux (*Pa*) occupent tout le mur interne de la fosse temporale. Ils présentent antérieurement un bourrelet qui longe le bord postérieur des frontaux, comme c'est le cas chez les autres espèces de *Ctenothrissa*. Ils sont en contact entre eux, sur une faible largeur par suite d'un certain développement du supraoccipital (*Socc*).

En arrière des pariétaux, sous la partie postérieure du supraoccipital, l'épiotique (*Epo*) présente une facette d'articulation horizontale pour le posttemporal (*Pt*).

Sphénotique (*Spo*), orbitosphénoïde (*Orbs*), prootique (*Pro*) basisphénoïde (*Bs*) et parasphé-

Source : MNHN, Paris

noïde (*Psph*) sont identiques à ceux de *Ctenothrissa signifer* et de *Ctenothrissa vexillifer*. Le pleurosphénoïde (*Pls*) n'est pas conservé.

Le diamètre de l'orbite est légèrement supérieur à la moitié de la longueur de la tête mesurée avec l'appareil operculaire.

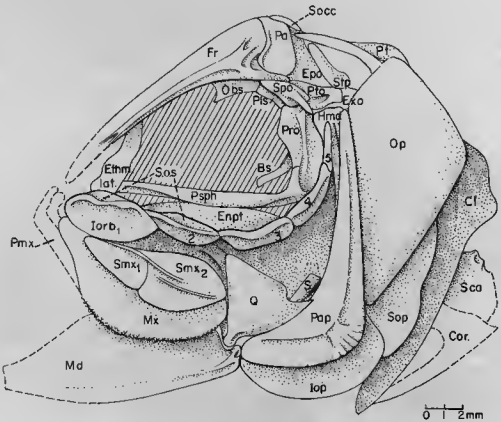


FIG. 19. — *Ctenothrissa enigmatica* nov. sp. : Reconstitution de la tête (× 5 env.). D'après l'individu HDJ-73-49 (holotype, M.N.H.N.P.).

La série infraorbitale est composée de 5 infraorbitaux, auxquels il faudrait probablement ajouter antorbital et supraorbital observés chez les autres espèces du genre mais non conservés ici. L'infraorbital 1 ou lacrymal (*Iorb 1*) diffère quelque peu de ceux observés chez toutes les autres espèces de *Ctenothrissa* : sa surface est lisse (comme chez *Heterothrissa*) et le canal infraorbitaire (*c.i.o*) court le long du bord supérieur de l'os dans une gouttière partiellement recouverte par un fin rebord osseux. Aucun canalicule n'est présent ; cet aspect plus primitif du lacrymal, rappelle celui observé chez les Pattersonichthyiformes (cf. p. 86). Les infraorbitaux 2 à 5 (*Iorb 2 à 5*) sont allongés et étroits. Ils présentent tous un bourrelet le long de leur bord supérieur, sous lequel court le canal infraorbitaire. Un méplat suboculaire (*s.o.s*) est visible sur le second infraorbital : il présente un développement comparable à celui observé chez *Heterothrissa*.

B. LE SPLANCHNOCRÂNE

1) RÉGION PTÉRYGO-CARRÉE.

Le carré (*Q*) en forme de triangle équilatéral est incliné à 45° vers l'arrière. Son bord supérieur est nettement échancré au niveau de la gouttière du symplectique (ce même bord est rectiligne chez

Source : MNHN, Paris

les autres espèces de *Ctenothrissa* et chez *Heterothrissa*). Du condyle articulaire part un bourrelet qui longe le bord postérieur de l'os, en délimitant une légère concavité destinée à recevoir le condyle articulaire de la mandibule.

L'entoptérygoïde (*Enpt*) en forme d'ovale allongé, présente une plaque dentée localisée à sa partie postérieure.

Ectoptérygoïde et dermopalatin ne sont pas observables.

2) LA MÂCHOIRE SUPÉRIEURE.

Le prémaxillaire et la partie antérieure du maxillaire ne sont pas conservés.

La mâchoire supérieure ressemble en tous points à celle de *Ctenothrissa signifer*. Seule la plaque postérieure du maxillaire (*Mx*) semble relativement moins développée ici, ce qui peut laisser supposer une longueur légèrement plus importante du processus alvéolaire du prémaxillaire (*pr.alv.Pmx*).

Le maxillaire est surmonté par deux supramaxillaires. Le fin processus antérieur du supramaxillaire postérieur (*Smx 2*), prend naissance au-dessus du supramaxillaire antérieur (*Smx 1*), et se prolonge vers l'arrière, à la surface de l'os, par un fin bourrelet. Unique chez *Ctenothrissa vexillifer* et *Ctenothrissa signifer*, il se double ici d'un second bourrelet, comme c'est le cas chez *Heterothrissa*. Il ne semble pas exister d'ornementation sur les os de la mâchoire supérieure sauf peut-être de très petites rides finement ondulées.

3) LA MANDIBULE.

Seule sa partie postérieure, assurant l'articulation avec le carré est conservée. On distingue l'extrémité postérieure du canal mandibulaire (*c.md*) qui s'ouvre par un large pore.

4) ARC HYOÏDE ET RAYONS BRANCHIOSTÈGES.

L'hyomandibulaire (*Hmd*) paraît très massif. Sa tête unique s'articule pour 1/4 avec le sphénotique (*Spo*) et pour 3/4 avec le ptérotique (*Pto*). À hauteur du processus opercularis, un très large bourrelet prend naissance et se dirige vers la partie inférieure, formant la totalité du processus descendant postérieur. Le processus descendant antérieur est peu visible. Il ne devait pas être très développé. Il n'est pas certain que ce processus assurait un contact osseux avec le métaptérygoïde (*Mpt*).

Seuls les 5 premiers rayons branchiostèges (*R.br*) sont conservés. À l'inverse de *Ctenothrissa vexillifer* dont les rayons branchiostèges ne sont pas modifiés, ou de *Ctenothrissa signifer* dont les 6 premiers rayons sont fins, on observe ici un élargissement dès le 4^{e} rayon branchiostège.

5) LE REPLI OPERCULAIRE.

Très semblable à ceux de *C. signifer* et *C. vexillifer*, le préopercule (*Pop*) est cependant remarquable par sa branche supérieure qui s'affine nettement vers le haut. Le canal préoperculaire (*c.Pop*) court dans une gouttière recouverte par un rebord osseux. À l'angle des 2 branches du préopercule, deux reliefs épineux bordent deux canalicules du canal préoperculaire (ce caractère s'observe également chez *Heterothrissa*). Aucune ornementation n'est observable le long du bord postérieur du préopercule, contrairement aux autres espèces libanaises de *Ctenothrissa* ; la surface de l'os est seulement faiblement ondulée et le bord postérieur régulièrement arrondi (sans feston).

L'opercule (*Op*) est entièrement recouvert d'écailles comme chez *C. signifer* et chez *C. vexillifer*. La forme de cet os ainsi que celle du sousopercule (*Sop*) est identique chez les 3 espèces libanaises. Seul le bord postérieur de l'interopercule (*Iop*) semble plus arrondi, donnant à cet os un aspect plus ventru.

Source : MNHN, Paris

III – DESCRIPTION DU SQUELETTE POST-CRÂNIEN

A. LA COLONNE VERTÉBRALE (Fig. 20).

Elle est constituée de 31 vertèbres, dont 14 vertèbres abdominales et 17 post-abdominales : 4 de ces dernières concourent au soutien des lépidotriches de la nageoire caudale. Les centra vertébraux sont généralement plus hauts que longs.

Les vertèbres abdominales, à l'exclusion des 3 premières, portent des côtes, au nombre de 11 paires. Celles-ci sont assez longues puisqu'elles représentent environ les 3/4 de la hauteur de la cavité abdominale. Les 8 premières paires de côtes sont sessiles ; les 3 dernières sont portées par des processus transverses visibles ventralement, dont la longueur croît du premier au troisième. Il n'y a pas de processus transverse libre comme chez *C. vexillifer* et les côtes sont plus longues que chez cette espèce.

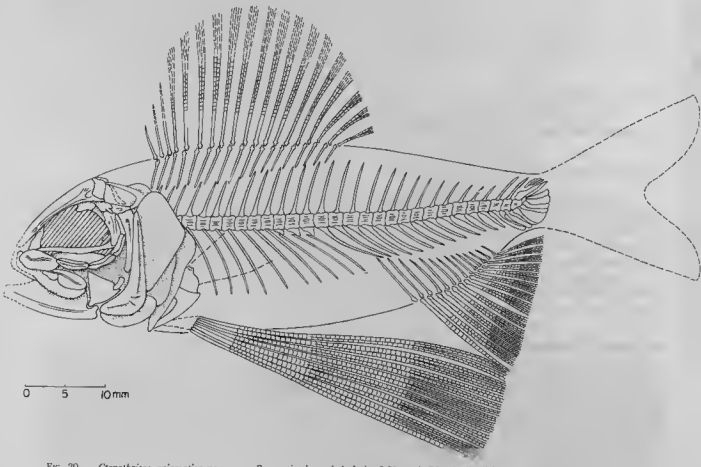


FIG. 20. – *Ctenothrissa enigmatica* nov. sp. : Reconstitution générale (× 2,25 env.). D'après l'individu HDJ-73-49 (holotype, M.N.H.N.P.).

B. LES NAGEOIRES IMPAIRES

1) LA NAGEOIRE DORSALE (Fig. 20).

Elle débute peu en avant des nageoires pectorales. Il n'est pas possible de déterminer si elle était précédée par des rayons inermes. Elle est constituée par 19 rayons et se termine au niveau de

Source : MNHN, Paris

la 15e vertèbre abdominale. Chez *C. signifer* ou chez *C. vexillifer*, on constate que la longueur de la partie non bifurquée des lépidotriches est égale à la longueur de la partie divisée en 2 ; chacune d'elles représentant le 1/4 de la longueur totale des lépidotriches. Si les proportions sont les mêmes chez *C. enigmatica*, cela laisse supposer que la longueur du plus grand lépidotriche serait au plus égale à la hauteur du tronc.

2) LA NAGEOIRE ANALE (Fig. 20).

Elle débute à la verticale de la 5e vertèbre postabdominale. Elle est composée de 15 lépidotriches assez longs puisqu'ils dépassent, en arrière, l'extrémité postérieure des hypuraux. Le premier rayon, seul, n'est pas bifurqué. Les premiers axonostes proximaux s'intercalent entre les extrémités distales des hémapophyses, ce que ne semblent pas faire les suivants, plus courts.

3) LA NAGEOIRE CAUDALE (Fig. 21).

Les lépidotriches de la nageoire caudale ne sont pas conservés.

Le squelette axial est, dans ses grandes lignes, conforme à celui des autres espèces de *Ctenothrissa*. Il en diffère cependant par la possession d'une épine neurale de la vertèbre préurale 2 (*n.PU2*) longue, fusionnée à la vertèbre. On observe les deux complexes terminaux (*PU1+U1* et *U2+Ur*) soutenant ventralement le parhypural (*PHy*) et 6 hypuraux (*Hy1 à 6*). Seul l'hypural 1 (*Hy 1*) est nettement élargi. De même que chez *C. signifer*, il n'existe pas d'espace entre les hypuraux 2 et 3. Dor-

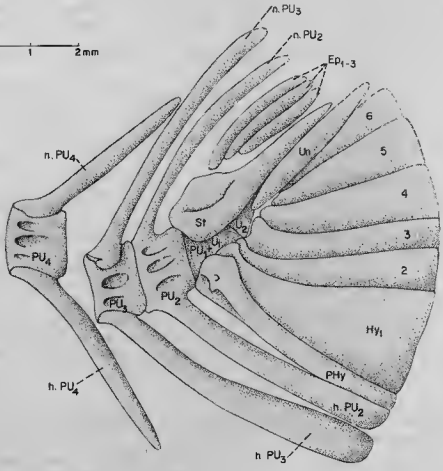


FIG. 21. — *Ctenothrissa enigmatica* nov. sp. : Squelette caudal axial (× 12,5 env.). D'après l'individu HDJ-73-49 (holotype, M.N.H.N.P.).

Source : MNHN, Paris

salement par rapport à ces complexes terminaux, le stégural (*St*) en massue est très développé vers l'arrière. Sa partie antérieure est régulièrement arrondie et ne présente pas d'échancrure comme ceux de *C. signifer* ou même *C. vexillifer*. Il est doublé sur les 2/3 de sa longueur, par un uroneural (*Un*). (Il n'a pas pu être observé de petit urodermal, les lépidotriches caudaux n'étant pas conservés). Dorsalement, par rapport au stégural, 3 épuraux (*Ep 1 à 3*), étroits, sont accolés les uns aux autres. Il semble exister, au moins une plaque dermique ventrale.

C. LE SQUELETTE APPENDICULAIRE (Fig. 20).

1) CEINTURE ET NAGEOIRES PECTORALES.

Le supratemporal n'est pas conservé.

Le posttemporal (*Pt*) présente deux processus épiotique et intercalaire très grêles, tandis que la plaque postérieure arrondie est bien développée.

Le supracleithrum (*SCl*) est large, formé de deux parties : la partie antérieure en bourrelet, longe une plaque postérieure relativement mince.

Le cleithrum (*Cl*) est caractéristique de cette espèce en raison du très fort développement de sa branche inférieure par rapport à sa branche supérieure. En règle générale, chez les Cténothrissiformes, il existe une inégalité de développement des deux branches du cleithrum ; ici cette inégalité est sensiblement accentuée. Si l'on compare les proportions approximatives de ces deux parties, le rapport entre les branches inférieure et supérieure, atteint ici environ 2,5 fois contre 1,5 fois seulement chez *C. signifer* ou *C. vexillifer*. Un très fort bourrelet existe sur le bord antérieur de la branche inférieure. Il se prolonge le long de la branche supérieure qu'il dépasse à sa partie supérieure d'une hauteur presque égale à la branche elle-même.

La scapula (*Sca*) n'est visible que par son processus d'articulation des premiers lépidotriches supérieurs de la nageoire pectorale.

Seule l'extrémité inférieure du processus antérieur du coracoïde (*Cor*) est observable. Elle atteint le cleithrum peu en arrière de la pointe inférieure de ce dernier.

Le postcleithrum observable par sa partie ventrale (*PCl v*) est court et fort. Il atteint ventralement l'origine des lépidotriches des nageoires pelviennes.

Les nageoires pectorales comprennent 14 lépidotriches dont la longueur est inconnue.

2) CEINTURE ET NAGEOIRES PELVIENNES.

Les os pelviens ne sont pas conservés.

Les nageoires pelviennes sont constituées de 8 lépidotriches très longs, dont la longueur est égale à 40 mm alors que la longueur standard de l'animal est de 75 mm environ. Aucune épine basale n'a pu être observée, contrairement aux autres espèces de *Ctenothrissa*.

IV — LES ÉCAILLES

Les écailles sont cténoïdes. Leur bord postérieur est très finement dentelé (chez *C. signifer* comme chez *C. vexillifer*, la dentelure est beaucoup plus grossière et les dents moins nombreuses). Un très grand nombre de très petites épines sont observables sur la majeure partie du champ postérieur.

AFFINITÉS

Très semblable par un grand nombre de caractères aux autres espèces de *Ctenothrissa*, *C. enigmatica* diffère cependant de chacune par un ou plusieurs points.

1) Le rapport entre la hauteur maximale du tronc et la longueur standard, égal à 1/3, la rapproche de *C. protodorsalis* mais la sépare de toutes les autres espèces où ce rapport est sensiblement égal à 1/2.

Source : MNHN, Paris

2) Le méplat suboculaire (*S.o.s*), développé sur toute la longueur de l'infraorbital 2 et sur la partie antérieure de l'infraorbital 3, rappelle celui de *C. radians*. Chez les autres espèces où il est connu (*C. vexillifer* et *C. signifer*), il est confiné au seul deuxième infraorbital.

3) L'opercule est entièrement recouvert d'écailles comme chez toutes les autres espèces à l'exception de *C. radians* où la présence d'écailles est limitée à l'angle antéro-dorsal.

4) La position de la nageoire dorsale par rapport aux nageoires pelviennes (rapport L.a.D/L.a.P, inférieur à 1) rapproche *C. enigmatica* de *C. signifer* et de *C. radians* (*C. protodorsalis* possède quant à elle une dorsale située très en avant, ce qui correspond à un rapport très nettement inférieur à 1). Chez *C. vexillifer* et *C. microcephala* la nageoire dorsale est, au contraire, située en arrière des nageoires pelviennes.

5) C'est de *C. vexillifer* que *C. enigmatica* se rapproche le plus avec ses 19 lépidotriches à la nageoire dorsale. Elle est la seule espèce, par contre, à posséder 15 lépidotriches à la nageoire anale. (On compte de 11 à 14 lépidotriches à la nageoire anale selon les espèces de *Ctenothrissa* étudiées).

6) Les extrémités distales des lépidotriches des nageoires pelviennes dépassent l'extrémité postérieure de la base de la nageoire anale comme c'est aussi le cas chez la seule espèce *C. signifer*.

7) C'est par son squelette caudal axial que *C. enigmatica* diffère de toutes les autres espèces. Il se caractérise en effet par :

— une épine neurale longue à la vertèbre préurale 2,
— un stégural en forme de massue, non échancré à sa partie antérieure,
— l'absence de diastème entre les hypuraux 2 et 3.

TABLEAU VIII — Caractères différenciant les 6 espèces de *Ctenothrissa*.

	C. radians	C. microcephala	C. vexillifer	C. signifer	C. protodorsalis	C. enigmatica
1) L.st.	250 mm	150 mm	60 mm	100 mm	40 mm	75 mm
2) H.tr./L.st.	(inf. à 1/2) ?	?	inf. à 1/2	inf. à 1/2	1/3	1/3
3) L.tête/H.tête.	sup. à 1	?	1	1	sup. à 1	sup. à 1
4) Extension du méplat suboculaire (*Sos*).	lorb 2 et 3	?	lorb 1 (?) et 2	lorb 2	?	lorb 2 et (?) 3
5) Long. du pr.alv.Dent présentant des dents.	1/4	sup. à 1/2	1/4	1	1/4	?
6) Extension des écailles sur l'opercule.	angle ant.dors.	surf. de l'Op.	surf. de l'Op.	surf. de l'Op.	surf. de l'Op.	surf. de l'Op.
7) Extension des écailles sur le sous-opercule.	non	non	oui	oui	oui	non
8) Colonne vertébrale.	33-35	31	30-31	30-31	30	31
9) L.a.D./L.a.P.	inf. à 1	sup. à 1	sup. à 1	inf. à 1	inf. à 1	inf. à 1
10) Nb. lép. D.	21	18	18-21	18-21	17	19
11) L.lép.D./H.tr	inf. à 1	inf. à 1	inf. à 1	= 1,5	= 1/2	?
12) Nb. lép. A.	12	13	12-14	13	11	15
13) L.lép.P./position A.	= origine A	inf. orig. A	sup. orig. A et inf. part. post. A	sup. part. post. A	= orig. A	sup. part. post. A
14) Stylet osseux pelvien.	?	?	présent	présent	présent	absent
15) L.n.PU2/L.n.PU3.	1/2	1/2	1/2	sup. à 1/2	3/4	1
16) Forme du stégural.	échancré	échancré	échancré	échancré	entier	entier
17) Diastème Hy 2-3.	?	présent	présent	absent	absent	absent
18) Ornementation des écailles.	rides	rides	surface lisse	champ. post. épin.	surf. épineuse	surf. épineuse

Source : MNHN, Paris

Si l'on compare les squelettes caudaux des différentes espèces de *Ctenothrissa*, on peut ainsi observer 4 stades présentant différents degrés d'évolution (fig. 22).

— On constate en effet, que chez *C. vexillifer* (A) le stégural est échancré antérieurement tandis que l'épine neurale de la vertèbre préurale 2, dont la longueur est légèrement inférieure à la moitié de celle de l'épine précédente (*n.PU3*), ne peut pas s'intercaler entre cette dernière et le premier épural.

— Chez *C. signifer* (B) le stégural est toujours échancré mais l'épine neurale de la vertèbre préurale 2, dont la longueur est égale aux 3/5e de celle de l'épine neurale de la vertèbre préurale 3, s'intercale entre celle-ci et le premier épural. En outre, la largeur de l'épine de la vertèbre préurale 2 est plus réduite que celle de *C. vexillifer*.

— Chez *C. protodorsalis* (C), le stégural n'est pas échancré et la longueur de l'épine neurale de la vertèbre préurale 2 qui est plus grêle qu'au stade précédent, correspond aux 2/3 de celle de l'épine préurale 3 (*n.PU3*). Par suite, elle s'introduit plus profondément entre cette dernière et le premier épural.

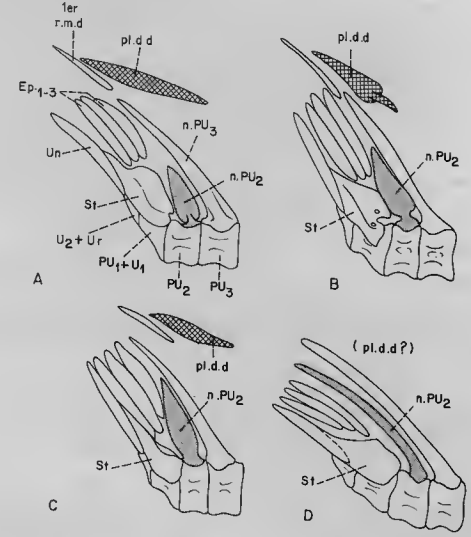


FIG. 22. — Schémas comparatifs des squelettes caudaux des quatre espèces de *Ctenothrissa* : A) *C. vexillifer*, B) *C. signifer*, C) *C. protodorsalis* et D) *C. enigmatica*.

Source : MNHN, Paris

– Chez *C. enigmatica* (D), le stégural n'est pas échancré et l'épine neurale de la vertèbre préurale 2, longue, atteint le niveau de l'extrémité distale de l'épine neurale de la vertèbre préurale 3.

Il faut noter également que les plaques dermiques caudales, très développées chez *C. vexillifer*, sont plus réduites chez *C. signifer*, espèce chez laquelle elles présentent une forme plus spécialisée. Chez *C. protodorsalis* ces plaques ressemblent à des rayons marginaux élargis. (Elles sont inconnues chez *C. enigmatica*).

On notera enfin que la hauteur de la plaque stégurale, située au-dessous des épuraux, tend à diminuer de taille lorsque l'épine neurale de la vertèbre préurale 2 s'allonge. (Le stégural prend de ce fait une forme en massue). Cette observation est confirmée par celles réalisées chez les représentants de l'Ordre des Pattersonichthyiformes (p. 113).

Genre HETEROTHRISSA Nov. Cen.
(Fig. 23 à 28, Pl. V, fig. 1-2, Pl. VI, fig. 1).

– *Diagnose :* Petit Ctenothrissidae à corps bas et allongé – Os de la tête parfaitement lisses – Pariétaux en contact sur un peu moins de la moitié de leur longueur – Mandibule longue et basse, amenant l'articulation quadrato-mandibulaire très en arrière – Denture peu importante – Pelviennes thoraciques très longues – Écailles cténoïdes à surface lisse.

– *Origine du nom :* du grec Ετερος = différent et θρίσσθ = sorte de Poisson.

– *Espèce-type : Heterothrissa signeuxae* nov. sp. du Cénomanien moyen de Hadjula (Liban).

HETEROTHRISSA signeuxae nov. sp.

– *Diagnose :* identique à celle du genre : une seule espèce.

– *Holotype :* individu n° 1961-29-43 a et b, conservé au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (Collection C. ARAMBOURG), inclus dans la résine et préparé à l'acide.

– *Origine du nom :* espèce dédiée à Mademoiselle J. Signeux qui a récolté ce spécimen lors de fouilles à Hadjula.

– *Horizon et gisement :* Cénomanien moyen de Hadjula (Liban).

– *Matériel :* Holotype seul.

– *Mensurations :*

	L.T.	L.st.	H.tr.	L.tête	H.tête	L.lep.D.	L.lep.P.
M.N.H.N.P. 1961-29-43	58 mm	45,5 mm	17,5 mm	11,5 mm	22 mm	29 mm	14,5 mm
en % par rapport à la L.st.	127	100 %	32	38	25	48	64

Source : MNHN, Paris

DESCRIPTION ANATOMIQUE

I – FORME GÉNÉRALE DU CORPS

Petit poisson dont la longueur standard atteint 45 mm environ, de forme basse et allongée. La hauteur maximale du tronc est comprise un peu plus de trois fois dans la longueur standard. La tête est nettement plus longue que haute et sa longueur dépasse sensiblement la hauteur du tronc. La nageoire dorsale s'insère franchement en avant des nageoires pectorales et pelviennes. La nageoire anale débute peu en arrière de la nageoire dorsale. Les nageoires dorsale, anale et pelviennes sont très longues.

II – DESCRIPTION DU CRÂNE

A. LE NEUROCRÂNE (Fig. 23).

Le neurocrâne paraît assez primitif par sa forme longue et basse. À sa partie antérieure, le mesethmoïde (*Mesth*) présente comme chez *Aulolepis*, trois processus : un processus mésial dont le bord inférieur épaissi est arrondi, et deux processus latéraux en cornet assurant l'articulation avec les dermopalatins.

L'ethmoïde latéral (*Ethm.lat*) n'est pas très ossifié. Il présente un bord antérieur plus épais qui surplombe une plaque postérieure très fine. Seul le rebord épaissi s'articule avec le lacrymal.

Au dessus de l'ethmoïde latéral, on peut observer, comme chez *Ctenothrissa* ou *Aulolepis*, un os de forme très allongée situé latéralement par rapport au frontal. Aucune gouttière ni aucun pore ne sont visibles à sa surface. Il s'agit très probablement d'un supraorbital (*So*).

Les frontaux (*Fr*), très longs, forment la plus grande partie du toit crânien. Postérieurement ils présentent une échancrure en V couché délimitant la partie antérieure de la fosse posttemporale (*f.pt*), laquelle est partiellement couverte par une expansion osseuse des frontaux. Le canal supraorbitaire (*c.s.o*) court le long du bord latéral des frontaux. En avant de la fosse posttemporale, il émet dorsalement un diverticule supratemporal fermé seulement par un étroit pont osseux situé au milieu de sa course.

Les pariétaux (*Pa*) sont en contact sur un peu moins de la 1/2 de leur longueur. Il n'y a pas de fosse supratemporale. Ils forment la paroi interne de la fosse posttemporale. Leur contact avec les épiotiques forme une ligne sinueuse. Ils ne forment pas de crête le long du bord postérieur des frontaux comme chez *Ctenothrissa*.

La fosse posttemporale est nettement plus petite que celle du genre *Aulolepis* et se rapproche davantage de celle de *Ctenothrissa*.

Le supraoccipital (*Socc*) très petit sépare les pariétaux dans leur partie postérieure. Il surmonte l'extrémité antéro-supérieure des épiotiques (*Epo*). Ceux-ci présentent une zone d'articulation en relief pour les processus épiotiques des posttemporaux (*pr.épo.Pt*). Ils forment la partie postérieure de la paroi interne de la fosse posttemporale, dont le plancher est essentiellement formé par les ptérotiques (*Pto*) longs et épais. Par sa surface inférieure, le ptérotique participe aux 4/5e de la facette d'articulation pour l'hyomandibulaire. La fosse pour l'insertion du muscle dilatateur est creusée latéralement. Postéro-dorsalement, on remarque un large pore qui correspond à l'arrivée du canal sensoriel en provenance du supratemporal (*Stp*). Ce canal se divise immédiatement en deux branches, l'une dirigée vers le préopercule, sort par un pore situé peu en dessous, signalé précédemment, l'autre, plus importante, part en direction des frontaux.

Formant l'angle postéro-dorsal de l'orbite, le sphénotique (*Spo*), large, forme la partie antérieure du plancher de la fosse posttemporale. Il est en contact antérieurement avec le pleurosphénoïde (*Pls*),

Source : MNHN, Paris

ventralement avec le prootique (*Pro*) et forme la partie antérieure de la facette d'articulation pour l'hyomandibulaire. Postérieurement, il contribue à délimiter la fosse pour le muscle dilatateur. Postéro-ventralement, il forme un processus tubulaire dirigé vers la série infraorbitaire et permet le passage du canal sensoriel.

Le bord antérieur de l'orbitosphénoïde (*Obs*), très incurvé, permet le passage du nerf olfactif (I). Son bord inférieur est fortement épaissi. Son développement est comparable à celui de *Ctenothrissa*, et est moindre par conséquent que celui d'*Aulolepis*.

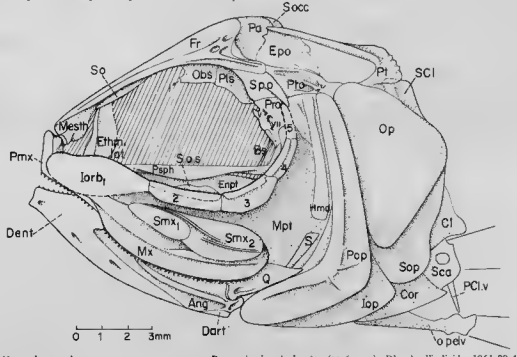


FIG. 23. — *Heterothrissa signeuxae* nov. gen., nov. sp. : Reconstitution de la tête (× 6 env.). D'après l'individu 1961-29-43 (holotype, M.N.H.N.P.).

En arrière de l'orbitosphénoïde, le pleurosphénoïde (*Pls*) n'est pas suffisamment bien conservé pour être interprétable.

Le prootique (*Pro*), très ossifié, n'est observable qu'en vue externe. Deux foramens sont visibles à sa surface : le foramen du nerf V dirigé antéro-dorsalement et le foramen du nerf VII dirigé postéro-ventralement.

Le basisphénoïde (*Bs*) est très fin et très étroit. Il vient au contact du parasphénoïde.

Le parasphénoïde (*Psph*) est très long et mince. Ses processus ascendants sont courts. Il traverse l'orbite dans son 1/4 inférieur et ne se recourbe pas dans sa partie postérieure comme celui de *Ctenothrissa*.

Situé au-dessus de la partie antéro-supérieure du lacrymal, un fragment osseux représente peut-être le reste d'un antorbital (*Ant*) (celui-ci est présent chez le genre *Ctenothrissa*).

Les quatre premiers éléments de la série infraorbitale sont étudiables. L'infraorbital 1 ou lacrymal (*Iorb1*) présente une surface parfaitement lisse, s'opposant aux forts reliefs observés sur les lacrymaux de *Ctenothrissa* ou d'*Aulolepis*, et rappelant les observations faites chez les représentants de l'Ordre des Pattersonichthyiformes. Il est probable que le canal infraorbitaire (*c.i.o*) courait dans un tube fermé dont il est impossible de suivre le tracé. Le même problème se pose au niveau de l'infraorbital 2 (*Iorb2*). L'infraorbital 3 (*Iorb3*) est légèrement élargi par rapport à l'infraorbital 2. L'infraorbital 4 est étroit et allongé. Le canal infraorbitaire court le long du bord supérieur des infraorbitaux 3 et 4, sous un fin rebord osseux (qui n'existe pas sur l'infraorbital 2).

Il existe un méplat suboculaire (*S.o.s*) le long de l'infraorbital 2, fine plaque osseuse représentant les 3/4 de la longueur du bord supéro-interne de l'os.

Source : MNHN, Paris

B. LE SPLANCHNOCRÂNE

1) RÉGION PTÉRYGO-CARRÉE.

Le carré (*Q*) en forme de triangle très large est incliné à 45% vers l'avant. Le condyle articulaire présente une crête qui se poursuit le long du bord postérieur, et va en s'atténuant jusqu'au 1/3 inférieur de la longueur de celui-ci. Le bord postérieur est nettement plus long que le bord antérieur.

Métaptérygoïde, ectoptérygoïde et dermopalatin ne sont pas observables.

L'entoptérygoïde (*Enpt*) en forme d'ovale très allongé ne semble pas présenter de plaque dentée.

2) LA MÂCHOIRE SUPÉRIEURE (Fig. 24 et 25).

Le prémaxillaire (*Pmx*), bien qu'incomplet, présente un processus alvéolaire assez long, semblable à celui d'*Aulolepis* : sa forme générale est cependant plus trapue que chez ce genre, se rapprochant par ce caractère de *Ctenothrissa*. Il est armé d'une série de dents coniques, petites régulièrement espacées et légèrement recourbées vers l'arrière. Le processus articulaire n'est pas visible.

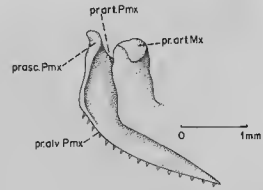


FIG. 24. — *Heterothrissa signeuxae* nov. gen., nov. sp. : Partie antérieure du prémaxillaire (× 17,75 env.). D'après l'individu 1961-29-43 (holotype, M.N.H.N.P.).

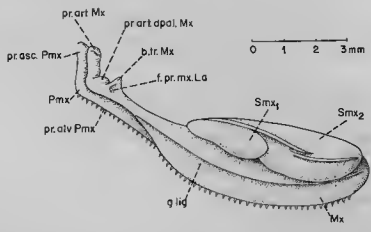


FIG. 25. — *Heterothrissa signeuxae* nov. gen., nov. sp. : Mâchoire supérieure (× 9 env.). D'après l'individu 1961-29-43 (holotype, M.N. H.N.P.).

Source : MNHN, Paris

La partie antérieure du maxillaire (*Mx*) comprend un processus articulaire (*pr.art.Mx*) à tête arrondie qui vient s'encastrer dans la concavité postérieure du processus ascendant du prémaxillaire (*pr.asc.Pmx*). En arrière, la facette limitant les mouvements du processus maxillaire du dermopalatin (*pr.mx.Dpal*) est nettement séparée du processus articulaire du maxillaire. À la partie antérieure du maxillaire, fait suite un long processus semblable à celui connu chez *Aulolepis*, qui se prolonge sur la plaque maxillaire jusqu'à l'extrémité postérieure de celle-ci, et limite très nettement la gouttière ligamentaire (*g.lig.Mx*). Le bord alvéolaire de la plaque maxillaire porte une seule série de dents semblables, bien que plus petites, à celles observées sur le prémaxillaire.

L'extrémité antérieure du bord alvéolaire ne se recourbe pas vers le prémaxillaire, comme chez *Aulolepis*, et ressemble en cela à *Ctenothrissa*.

Le maxillaire est en partie couvert par deux supramaxillaires pratiquement identiques à ceux d'*Aulolepis typus*. Le supramaxillaire antérieur (*Smx 1*), en forme d'ovale allongé, vient se placer dans une encoche du supramaxillaire postérieur (*Smx 2*). Un processus, appartenant à ce dernier, longe le bord supérieur du supramaxillaire antérieur, et se prolonge vers l'arrière par un bourrelet qui s'estompe doucement et disparaît : il est doublé, dans sa partie terminale, par un second bourrelet qui atteint l'extrémité postérieure de l'os. La mâchoire supérieure ne présente pas d'autre ornementation.

3) La mandibule.

Elle est nettement plus longue et moins haute que celle de *Ctenothrissa*, puisque le rapport hauteur sur longueur est égal à 1/3 ici (contre, au maximum 1/2 chez *Ctenothrissa*). L'articulation quadrato-mandibulaire est de ce fait reportée en arrière, à l'aplomb du 1/4 postérieur de l'orbite. À noter que les proportions de la mandibule d'*Aulolepis* semblent intermédiaires entre celles de *Ctenothrissa* et celles d'*Heterothrissa*, mais la position de l'articulation quadrato-mandibulaire est la même que chez ce dernier.

Le dentaire (*Dent*) présente une seule série de dents coniques sur toute la longueur du processus alvéolaire : comme chez *C. signifer*, seul le 1/4 antérieur de la série dentaire est visible en vue latérale externe, un bourrelet cachant les dents postérieures. Le canal mandibulaire (*c.md*) court le long du bord inférieur de l'os et s'ouvre par 4 pores : un seul à la symphyse et 3 le long du bord inférieur du dentaire. Ces 3 pores sont chacun ornementés par une épine dirigée vers l'arrière.

Angulaire (*Ang*) et dermarticulaire (*Dart*) ne présentent pas de particularités notables.

4) Arc hyoïde et rayons branchiostèges.

L'hyomandibulaire (*Hmd*) possède une tête articulaire unique se prolongeant par deux processus : le processus antérieur est à peine amorcé en direction du métaptérygoïde qu'il n'atteint probablement pas : le processus postérieur, long et large, est bordé par une crête ; celle-ci prend naissance au niveau de la tête articulaire, atteint son maximum d'épaisseur au niveau du processus opercularis et s'atténue progressivement jusqu'à l'extrémité inférieure de l'hyomandibulaire. Malgré un étranglement plus fort à la base de la tête articulaire, l'hyomandibulaire d'*Heterothrissa* se rapproche davantage de celui d'*Aulolepis* que de celui de *Ctenothrissa*.

Le symplectique (*S*) est élargi à son extrémité supérieure.

Les cératohyaux ne sont pas visibles.

9 rayons branchiostèges (*R.br*) sont observables, semblables entre eux.

5) Le repli operculaire (Fig. 23).

L'opercule (*Op*) est plus large que celui de *Ctenothrissa* (rapport largeur sur hauteur = 0,5 contre 0,33). Seul son angle antéro-dorsal porte deux écailles présentant plusieurs rangs de petites épines sur leur bord postérieur, fait que l'on ne retrouve, au sein des Ctenothrissidae que chez *Ctenothrissa radians*.

Le sousopercule (*Sop*), large à sa base, est limité par un bord faiblement déprimé.

Source : MNHN, Paris

Seule la partie de l'interopercule (*Iop*) dépassant le préopercule est visible. Sa longueur est comparable à celle de la branche inférieure du préopercule.

Le préopercule (*Pop*) est formé de deux branches faisant entre elles un angle de 100° environ. La longueur de la branche inférieure horizontale est comprise deux fois dans la hauteur de la branche verticale (contre 2,3 fois chez *Ctenothrissa*). En position normale, il est légèrement penché vers l'avant (contrairement à celui de *Ctenothrissa*), position facilement concevable si l'on tient compte de l'articulation quadrato-mandibulaire située très en arrière.

III – DESCRIPTION DU SQUELETTE POST-CRÂNIEN (Fig. 26).

A. LA COLONNE VERTÉBRALE

Le squelette axial comprend 31 vertèbres, 13 abdominales et 18 postabdominales dont 4 caudales. Les centra sont toujours plus longs que hauts.

À l'exception des 3 premières vertèbres, les vertèbres abdominales portent chacune une paire de côtes (10 au total). Les 6 premières sont sessiles, les 4 dernières sont insérées sur un processus visible en vue ventrale. La base des côtes s'arrête au 1/3 inférieur de la cavité abdominale, les 4 dernières sont donc de plus en plus courtes. La dernière vertèbre abdominale porte une paire de côtes.

Dorsalement, les vertèbres abdominales (à l'exclusion de la 1re vertèbre) portent des neurapophyses concaves vers l'arrière et dont la taille croît régulièrement. Les neurapophyses des vertèbres post-abdominales décroissent ensuite doucement.

Ventralement, les 3 premières vertèbres postabdominales présentent une hémacanthe dont la soudure avec l'hémapophyse n'est pas complète.

De très fins épipleuraux et épineuraux ont pu être observés jusqu'à la 6e vertèbre postabdominale.

B. LES NAGEOIRES IMPAIRES

1) LA NAGEOIRE DORSALE.

Elle débute à l'aplomb de la 3e vertèbre abdominale et comprend 22 lépidotriches. Les 3 premiers ne sont pas bifurqués mais seul le premier n'est pas articulé. (Il ne peut pas cependant être considéré comme étant une épine car les deux moitiés décalées lors de la fossilisation sont nettement visibles.) Les 4e et 5e lépidotriches présentent une seule division dichotomique, les suivants deux divisions. La taille des lépidotriches augmente du 1er au 7e pour atteindre une longueur supérieure à la hauteur du tronc, puis diminue ensuite rapidement jusqu'au dernier. La nageoire dorsale se termine à l'aplomb de la 4e vertèbre postabdominale. Elle est soutenue par 20 axonostes dont la taille varie dans le même sens que celle des lépidotriches. Il n'y a aucun contact entre les axonostes et les arcs neuraux. Deux rayons inermes seulement sont visibles à l'avant de la nageoire dorsale (3 rayons inermes ont pu être observés chez *Ctenothrissa*) : la formule de Smith & Bailey est donc 0 — 0 — 2 — — —.

2) LA NAGEOIRE ANALE.

Elle débute en arrière de la nageoire dorsale, à l'aplomb de la 8e vertèbre postabdominale, et se termine à la verticale de la 15e. Elle est constituée par 16 lépidotriches : le premier, très court, n'est ni articulé ni bifurqué ; le second est le plus long. L'extrémité postérieure des lépidotriches suit une ligne sinusoïdale. La nageoire est soutenue par 15 axonostes courts qui s'intercalent sur une très faible longueur entre les extrémités distales des hémapophyses.

3) LA NAGEOIRE CAUDALE (Fig. 27 et 28).

La nageoire caudale, fourchue, est constituée de 19 rayons principaux dont 17 branchus, précédés dorsalement et ventralement par, respectivement, 5 et 6 rayons marginaux. Les 3 premiers rayons

Source : MNHN, Paris

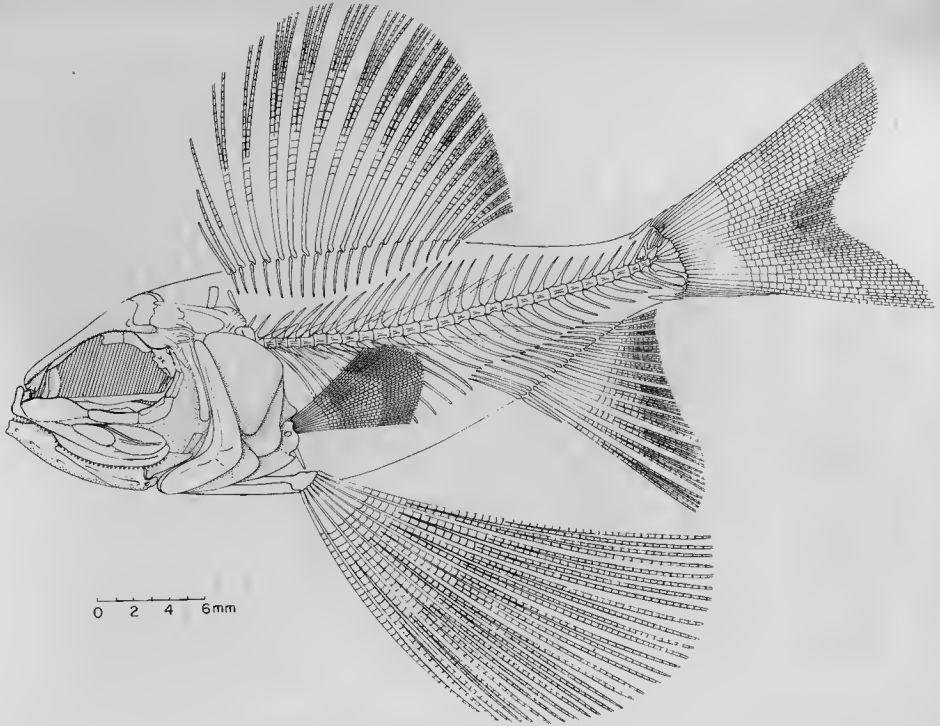


FIG. 26. — *Heterothrissa signeuxae* nov. gen., nov. sp. : Reconstitution générale (× 4,5 env.).

Source : MNHN, Paris

marginaux de chaque lobe ne sont pas segmentés. En avant de ces rayons marginaux, 2 plaques dermiques en forme de feuille étroite et pédonculée, atteignent l'épine neurale de la vertèbre préurale 4 (*PU4*) et l'épine hémale de la vertèbre préurale 5 (*PU5*).

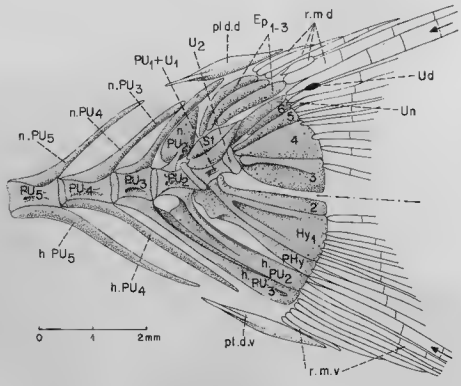


FIG. 27. — *Heterothrissa signeuxae* nov. gen., nov. sp. : Squelette caudal (× 14 env.). D'après l'individu 1961-29-43 (holotype, M.N.H.N.P.).

Le squelette caudal axial d'*Heterothrissa* est semblable à ceux de *Ctenothrissa* et d'*Aulolepis*. Dans son ensemble, il apparaît plus primitif par sa forme plus allongée et moins redressée que chez ces genres. Ce caractère est cependant accentué par la longueur des vertèbres. L'arc neural de la vertèbre préurale 2 (*n.PU2*) est en forme de feuille bien pédonculée comme chez *Ctenothrissa* mais semble plus développé que chez ce genre, si on le compare à l'épine neurale précédente. 3 épuraux accolés, viennent se placer au-dessus du stégural (*St*) : celui-ci, de forme ovalaire, présente une légère échancrure antérieurement (cf. *Ctenothrissa signifer*) ; il est en position plus avancée que celui de *Ctenothrissa* ou d'*Aulolepis* mais sans atteindre la vertèbre préurale 2 (*PU2*). Il est doublé d'un second uroneural (*Un*) bien développé. Un tout petit urodermal (*Ud*) est observable à la base des lépidotriches. Il n'y a pas de fenêtre caudale entre le dernier rayon marginal dorsal et le premier lépidotriche principal non bifurqué, de même que chez tous les autres Cténothrissiformes. (Un élément court, situé entre les 3e et 4e rayons marginaux dorsaux, a été interprété comme un rayon marginal dorsal avorté).

Six hypuraux (*HY1* à *6*) et un parhypural (*PHy*) s'articulent avec les complexes uroterminal (*PU1+U1*) et urospeudurostylaire (*U2+Ur*). Les deux épines hémales précédant le parhypural, sont élargies et participent au soutien des rayons marginaux ventraux et du premier lépidotriche principal non bifurqué.

Source : MNHN, Paris

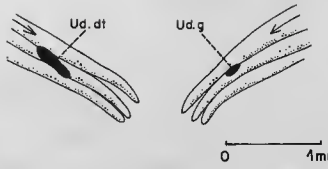


FIG. 28. — *Heterothrissa vigneuxae* nov. gen., nov. sp. : Rayons caudaux et urodermal (× 25 env.). D'après l'individu 1961-29-43 (holotype, M.N.H.N.P.).

C. LE SQUELETTE APPENDICULAIRE (Fig. 26).

1) CEINTURE ET NAGEOIRES PECTORALES.

Le supratemporal n'est pas conservé.

Le posttemporal (*Pt*) présente deux processus très fins. La longueur du processus épiotique (*pr.épo.Pt*) est double de celle du processus intercalaire (*pr.int.Pt*). La plaque osseuse postérieure a une surface ondulée ce qui rend le bord festonné.

Le supracleithrum (*SCl*) est bien développé. Son bord antérieur épaissi forme un bourrelet. Il est doublé par une plaque osseuse dont la largeur maximale est située peu avant la pointe inférieure. Il vient s'encastrer dans une gouttière du cleithrum ménagée le long du bourrelet antérieur de ce dernier.

Comme chez tous les Cténothrissiformes, la branche inférieure du cleithrum (*Cl*) est nettement plus importante que la branche supérieure. La plaque osseuse de cette partie supérieure forme à sa base un processus arrondi que l'on retrouve chez tous les *Ctenothrissa* du Liban et, en moins développé, chez *Aulolepis*.

Seule la partie ventrale du postcleithrum (*PCl v*) est observable : c'est une baguette robuste qui se dirige vers le point d'insertion de la nageoire pelvienne mais ne l'atteint pas.

Scapula (*Sca*) et coracoïde (*Cor*) sont peu visibles. Le processus de ce dernier est en position très couchée et atteint le cleithrum presque à son extrémité inférieure.

Les nageoires pectorales ne sont pas très longues : elles s'arrêtent au niveau de la 10e vertèbre abdominale. Elles sont composées de 13 lépidotriches dont seul le plus dorsal n'est pas bifurqué.

2) CEINTURE ET NAGEOIRES PELVIENNES (Fig. 26).

Les os pelviens viennent au contact du coracoïde à l'extrémité antérieure du processus précédemment décrit.

Les nageoires pelviennes comprennent 8 rayons, comme chez *Ctenothrissa*. Le premier, plus fort, n'est pas bifurqué mais seulement articulé. Les lépidotriches sont très longs puisque leur extrémité postérieure dépasse l'extrémité postérieure des hypuraux. Il ne semble pas exister de petite épine impaire à la base des nageoires.

IV — LES ÉCAILLES

Tout le corps est recouvert d'écailles cténoïdes à surface lisse. Sur la joue et sur l'angle antéro-supérieur de l'opercule, les écailles présentent plusieurs rangées de petites épines à peine marquées, disposées parallèlement au bord postérieur.

Source : MNHN, Paris

AFFINITÉS

Sans contestation possible, *Heterothrissa* appartient à l'ordre des Cténothrissiformes (cf. diagnose). D'après C. PATTERSON (1964 : 218 et 247), les deux familles existant au sein de cet ordre (les Ctenothrissidae et les Aulolepidae), sont séparées par les caractères suivants :

1) Ornementation des os de la tête (os lisses chez les Aulolepidae).

2) Position relative des pariétaux entre eux et par rapport au supraoccipital (pariétaux en contact sur presque toute leur longueur chez les Aulolepidae et pratiquement séparés chez les Ctenothrissidae).

3) Réduction (chez les Ctenothrissidae) ou non (chez les Aulolepidae) des dents sur les os de la région ptérygo-carrée et sur les mâchoires.

4) Position des nageoires pelviennes (thoraciques chez les Ctenothrissidae et subthoraciques chez les Aulolepidae).

À ces 4 caractères définis par C. PATTERSON, on peut ajouter :

5) Écailles cycloïdes (Aulolepidae) ou cténoïdes (Ctenothrissidae).

C'est ainsi que *Heterothrissa* a en commun avec les Aulolepidae, le caractère (1), et avec les Ctenothrissidae, les caractères (4) et (5), auxquels il faut ajouter le caractère (2) avec une certaine réserve. En effet, les pariétaux d'*Heterothrissa* sont partiellement en contact mais sur une longueur plus importante que celle observée chez *C. signifer* et *C. vexillifer* (eux-mêmes légèrement plus en contact que ceux des formes de la Craie d'Angleterre).

Le caractère (3) est un peu particulier. C. PATTERSON, précise que la réduction des dents chez les Ctenothrissidae correspond à une régression globale des surfaces dentées ; or chez *Heterothrissa*, il est impossible jusqu'à présent de connaître l'importance de ces zones (l'entoptérygoïde ne semble pas denté). Seule la mâchoire est vraiment étudiable. Sur la mandibule, le maxillaire et le prémaxillaire, on observe une seule série de dents bien différenciées, pointues, légèrement recourbées vers l'arrière et nettement séparées les unes des autres. Elles ne sont pas comparables à celles d'*Aulolepis* qui possède sur ces os des zones dentées en râpe, comme chez les Béryciformes. Quant à *Ctenothrissa*, on a vu que les dents de la mâchoire supérieure y sont nettement plus petites, parfois à peine formées, et situées généralement sur plusieurs rangées. *Heterothrissa* semblerait, par ce caractère, plus primitif que les deux autres genres.

Une telle denture peut être rapprochée de celles de *Macristium* et de *Cnathoberyx*. *Macristium*, placé dans les Cténothrissiformes par N. B. MARSHALL (1961), a été remis dans les Scopélomorphes par D. E. ROSEN (1971). Si l'on se réfère à la représentation schématique donnée par N. B. MARSHALL (1961, fig. 2, p. 358) de la mâchoire de *Macristium chavesi*, on constate que — comme chez *Heterothrissa* — le maxillaire est entièrement bordé ventralement de petites dents coniques et espacées. La ressemblance est de ce fait plus grande entre ces deux genres qu'entre *Macristium* et *Ctenothrissa*. Néanmoins la comparaison ne peut pas être poussée plus loin avec les Cténothrissiformes, comme l'a démontré D. E. ROSEN en 1971 (cf. aussi p. 116).

À propos de *Gnathoberyx* décrit par C. PATTERSON (1968 : 82), se pose le problème du caractère primitif de cette mâchoire, comme l'a exposé cet auteur (p. 87). La mâchoire de *Cnathoberyx* est en effet nettement plus évoluée que celle d'*Heterothrissa* avec son processus post-maxillaire très bien développé, alors qu'il n'existe pas ici. Ainsi, la ressemblance d'ensemble observée entre *Heterothrissa* et *Cnathoberyx* ne permet nullement d'esquisser un rapprochement entre les Cténothrissiformes et les Béryciformes.

Étant donné la faible importance de l'ornementation des os de la tête chez les formes libanaises (voire l'inexistence de cette ornementation observée chez *C. enigmatica* et *C. intermedia*), il paraît plus juste de placer *Heterothrissa* dans la famille des Ctenothrissidae.

Source : MNHN, Paris

On remarquera que le genre *Heterothrissa* présente une position intermédiaire, bien que plus proche des Ctenothrissidae, entre les 2 familles. C'est un fait que l'on retrouvera de nombreuses fois dans la faune crétacée du Liban, indiquant incontestablement un intense processus de ramification phylétique.

Au sein des Ctenothrissidae, *Heterothrissa* se sépare du genre *Ctenothrissa* par :

1) Les pariétaux moins séparés par le supraoccipital.

2) Le parasphénoïde rectiligne.

3) La forme des dents aux mâchoires.

4) La mandibule longue et basse qui met l'articulation quadrato-mandibulaire au niveau du 1/4 postérieur de l'orbite.

5) L'absence d'épine impaire aux nageoires pelviennes.

6) Enfin la forme nettement plus allongée de son corps.

En conclusion, *Heterothrissa* est plus primitif que *Ctenothrissa* par tous les caractères cités ci-dessus à l'exception du (5). Cependant, l'absence d'épine impaire à la nageoire pelvienne demande à être confirmée par l'observation de nouveaux spécimens du même genre. *Heterothrissa* marque par contre un degré de spécialisation plus poussé que le genre *Aulolepis* par : 1) la position de ses pariétaux, 2) ses écailles cténoïdes, et 3) la position nettement plus avancée des pelviennes. Il reste plus primitif que ce genre par la mandibule longue et basse et la forme de ses dents.

En conclusion, si *Heterothrissa* est plus proche que *Ctenothrissa* du groupe ancestral des Cténothrissiformes, il est cependant déjà trop spécialisé pour occuper une position au sein de ce groupe, étant donné les caractères de la denture (répartie sur la totalité du bord oral de la mâchoire), la longueur plus importante du processus alvéolaire du prémaxillaire, la longueur excessive de ses nageoires paires et pelviennes. En conséquence *Aulolepis*, par la possession d'un nombre plus important de caractères ancestraux (écailles cycloïdes, nageoires pelviennes subthoraciques, grand développement de l'orbitosphénoïde...) reste plus proche de l'image de l'ancêtre de l'Ordre des Cténothrissiformes.

Source : MNHN, Paris

Famille des AULOLEPIDAE Patterson, 1964, p. 247.

Créée par C. PATTERSON en 1964, la famille des Aulolepidae comprenait alors les genres *Aulolepis* Agassiz (*A. typus*) du Turonien de la Craie d'Angleterre et *Pateroperca* Woodward (*P. libanica*) du Cénomanien du Liban. En 1969 P. C. COODY (p. 160) ajoutait à cette même famille le nouveau genre *Pattersonichthys* (*P. delicatus*).

L'apport d'un matériel abondant de *Pattersonichthys* et la découverte des deux genres voisins *Humilichthys* Nov. Gen. et *Phoenicolepis* Nov. Gen., ont permis non seulement de réexaminer les affinités de *Pattersonichthys*, mais d'en faire le type de la nouvelle famille des Pattersonichthyidae (M. GAUDANT, 1976) incluse dans l'ordre des Pattersonichthyiformes, M. GAUDANT (ibid.).

Par ailleurs, le genre *Pateroperca*, réétudié à la lumière d'un nouveau matériel a dû également être retiré de la famille des Aulolepidae *. En conséquence, la diagnose des Aulolepidae reste pratiquement identique à celle donnée par C. PATTERSON en 1964 (p. 247). Seul peut y être ajouté le caractère suivant : nageoires pelviennes courtes, en position subthoracique (par opposition aux nageoires pelviennes longues en position thoracique des Ctenothrissidae).

TABLEAU IX – Caractères différenciant les genres *Ctenothrissa*, *Heterothrissa* et *Aulolepis* au sein de l'Ordre des Ctenothrissiformes.

	CTENOTHRISSA	HETEROTHRISSA	AULOLEPIS
1) Relation entre les Pa	presque séparés	contact sur la moitié de leur longueur	contact sur la presque totalité de leur longueur
2) Fosse posttemporale	ouverte en V (= 30°)	ouverte en L (= 90°)	ouverte (= 120°)
3) Extension du méplat suboculaire (*Sos*)	lorb 1 (?) et 2 lorb 2 lorb 2 et 3	lorb 2	?
4) Os de la tête	plus ou moins ornementés	lisses	lisses
5) Forme du parasphénoïde	courbe	droit	droit
6) Forme des dents du Pmx, Mx et Dent.	en râpe, nombre réduit	pointues, séparées, peu nombreuses	en râpe, nombreuses
7) Forme des processus ascendants des Pmx.	massif	en plaque	en plaque
8) Nombre de prédorsaux	3	2	?
9) Composition nag.D	17-21 lep.	22 lep.	20 (?) lep.
10) Composition nag.A	11-15 lep.	16 lep.	10-11 lep.
11) Position des nag.Pelv.	thoraciques	thoraciques	sub-thoraciques
12) Longueur nag.Pelv.	très longues	très longues	courtes
13) Développement n.PU2	courte ou longue (= 1/3 n.PU3 à 1 n.PU3)	courte en feuille (= 1/2 n.PU3)	courte (= 1/5 n.PU3)
14) Écailles	cténoïdes	cténoïdes	cycloïdes

* Le genre *Pateroperca* dont la position systématique reste incertaine sera publié séparément.

Source : MNHN, Paris

DEUXIÈME PARTIE

ORDRE DES PATTERSONICHTHYIFORMES M. Gaudant, 1976.

Diagnose :

Petits poissons fusiformes dont les os de la tête sont lisses — fosse posttemporale fermée — pariétaux en contact sur toute leur longueur — orbitosphénoïde et supraorbital absents — antorbital présent — méplat suboculaire (*S.o.s*) au plus sur les deux premiers infraorbitaux — dents présentes sur le dermopalatin, l'ectoptérygoïde, l'entoptérygoïde et le vomer — maxillaire denté — deux supramaxillaires bien développés — processus alvéolaire du prémaxillaire atteignant la 1/2 de la longueur de la mâchoire — processus articulaire du prémaxillaire bien développé, non séparé du processus ascendant — 10 rayons branchiostèges — cératohyal distal très faiblement perforé — mésocoracoïde absent — nageoires pectorales insérées en position haute sur les flancs — nageoires pelviennes très longues occupant une position subthoracique très avancée, composées de 8 lépidotriches — épineuraux et épipleuraux présents — premiers rayons des nageoires impaires épineux — nageoire caudale fourchue à 19 rayons principaux dont 17 branchus — présence d'une fenêtre caudale entre le lépidotriche principal dorsal et le premier rayon marginal dorsal qui lui est accolé — écailles cycloïdes recouvrant le corps, la joue et l'angle antéro-dorsal de l'opercule.

Famille des PATTERSONICHTHYIDAE Nov.

Diagnose identique à celle de l'ordre : une seule famille.

Genre PATTERSONICHTHYS Goody, 1969.

1969 — *PATTERSONICHTHYS* P. C. Goody, p. 160, fig. 73-76.

— *Diagnose émendée :*

Pattersonichthyidae dont la longueur de la tête est nettement plus grande que sa hauteur (1,5 à 1,8 fois) et que la hauteur du tronc — mandibule basse et longue — antorbital très développé — méplat suboculaire sur le premier infraorbital seulement — 30-31 vertèbres dont 17-18 sont postabdominales — nageoire anale débutant nettement après la fin de la nageoire dorsale — squelette caudal axial caractérisé par une épine neurale de la vertèbre préurale 2 courte, en forme de feuille, un stégural large, des hypuraux à bords rectilignes, un hypural 4 très développé, un complexe uro-terminal (*PU1 + U1*) long, et par la possession de plaques dermiques dorsale et ventrale peu développées.

Espèce-type : Pattersonichthys delicatus Goody du Cénomanien moyen de Hadjula (Liban).

Source : MNHN, Paris

PATTERSONICHTHYS delicatus Goody 1969.

Fig. 29 à 38, Pl. VII, fig. 1-4.

1969 — *Pattersonichthys delicatus* P. C. Goody, p. 160, fig. 73-76.

1971 — *Pattersonichthys delicata* Goody, D. E. Rosen, p. 18.

1973 — *Pattersonichthys delicata* Goody, D. E. Rosen, p. 462.

La terminaison « ichthys » provenant du grec « Ιχτύς » = poisson, il n'y a aucune raison d'employer le nom d'espèce au féminin. La dénomination *P. delicatus* employée par P. C. GOODY est donc la seule valable.

— *Diagnose :*

Identique à celle du genre (genre monospécifique).

— *Holotype :* n° P. 9976 du British Museum (Natural History) London, inclus dans la résine et préparé à l'acide par P. C. GOODY.

— *Matériel :* B.M.N.H. London : n° P. 9977 a et P. 9977 b également préparés à l'acide par P. C. GOODY. M.N.H.N. de Paris : N° HDJ-73-18, 24 à 28, 31 à 33, 35 à 41, 68 à 71, 73 à 75, 84 ; HDJ-74-1 à 5 et 7. Tous inclus dans la résine et préparés à l'acide (Coll. M. Gaudant).

— *Horizon et gisement :* Cénomanien moyen de Hadjula (Liban).

— *Formules :*

C.V. = 13 + 17/(18)
D. = 1 + 13/(12)
A. = 1 + 9/(9)
Pect. = 14
Pelv. = 8
Caud. = (2 + 6) + I + 9/8 + I + (2 + 7)
Smith & Bailey = 0 — 0 — 0 — 2 — — —

DESCRIPTION ANATOMIQUE

I — FORME GÉNÉRALE DU CORPS

Petit poisson de forme allongée, dont la longueur totale n'excède pas 40 mm. La hauteur du tronc est comprise un peu plus de 4 fois dans la longueur standard. La longueur de la tête représente 1,5 fois sa hauteur. La nageoire dorsale est insérée en arrière des pectorales. La nageoire anale débute nettement derrière l'extrémité de la nageoire dorsale.

II — DESCRIPTION DU CRÂNE

A. LE NEUROCRÂNE (Fig. 29 et 30).

Les frontaux (*Fr*) sont longs et s'élargissent rapidement vers l'arrière. P. C. GOODY (1969 : 160) signale qu'une fosse posttemporale incomplètement fermée est présente, le toit de la fosse posttemporale présentant une indentation concave postérieurement. Cette indentation est très peu marquée, par-

Source : MNHN, Paris

fois même inexistante et il est de toute façon impossible de parler de fosse posttemporale incomplètement fermée, puisque cette concavité postérieure est visible sur les frontaux et que les pariétaux forment le mur supérieur et latéral externe de cette fosse.

En arrière des frontaux, les pariétaux (*Pa*) appelés par erreur épiotiques par P. C. GOODY (1969 : 73) sont jointifs sur toute leur longueur. Ils entrent en contact avec les ptérotiques.

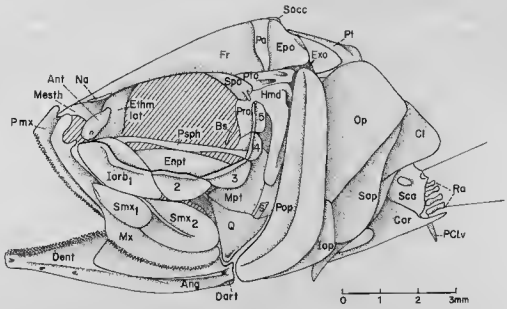


FIG. 29. — *Pattersonichthys delicatus* Goody : Reconstitution de la tête (× 10 env.).

Les épiotiques (*Epo*) sont visibles en arrière des pariétaux. De forme quadrangulaire, ils présentent dans leur angle postéro-supérieur une facette d'articulation bien développée pour la branche supérieure du posttemporal.

Les ptérotiques (*Pto*), de forme allongée, constituent la plus grande partie du plancher de la fosse posttemporale. Ils participent pour les 2/3 à l'articulation de l'hyomandibulaire. Latéralement, ils présentent une fosse longitudinale profonde, correspondant à l'insertion des muscles dilatateurs de l'opercule.

Le sphénotique (*Spo*) forme le 1/3 antérieur de la cavité destinée à recevoir la tête articulaire de l'hyomandibulaire. Il présente un seul processus longitudinal orienté en direction de l'infraorbital 5.

En avant du neurocrâne, le mésethmoïde (*Mesth*) paraît bien ossifié, contrairement à ce qu'estime P. C. GOODY (1969 : 161). Le corps de l'os présente, dans sa partie antérieure, une échancrure dans laquelle viennent se placer les deux processus ascendants des prémaxillaires (en vue latérale, chaque pointe antérieure du mésethmoïde prend place entre les processus ascendants et articulaires des prémaxillaires). Latéralement partent deux ailes dirigées vers le bas. Les processus articulaires des maxillaires s'articulent dans la dépression située juste en avant de chacune de ces ailes.

Postérieurement, s'observent deux petits nasaux (*Na*) allongés et tubulaires.

L'ethmoïde latéral (*Ethm.lat*) est très fin et, de ce fait, mal conservé. Il n'est pas certain qu'il y ait eu articulation avec le lacrymal.

Le vomer (*Vo*) possède deux ailes latérales qui, d'après P. C. GOODY (1969 : 161) viendraient se placer juste au-dessous des ailes latérales du mésethmoïde. Contre la partie antérieure concave des ailes du vomer, viennent s'appuyer les processus articulaires des maxillaires. Ventralement, le vomer présente une plaque dentée en forme de V ouvert vers l'arrière.

Le parasphénoïde (*Psph*) est long et rectiligne, sauf dans sa partie postérieure où il s'incurve

Source : MNHN, Paris

très légèrement. Il présente deux élargissements latéraux. À la partie postérieure de l'orbite, s'élèvent les deux processus ascendants en direction du prootique.

P. C. GOODY (1969 : 162) écrit : « ... no evidence of an orbitosphenoid could be seen. ». Il considère, cependant, dans son tableau comparatif avec les Myctophiformes et les Salmoniformes (p. 203, tab. 1), que cet os est présent. Sur aucun des spécimens étudiés, n'a pu être observée ne serait-ce qu'une trace osseuse d'un orbitosphénoïde (*Obs*) qui doit donc être considéré comme absent.

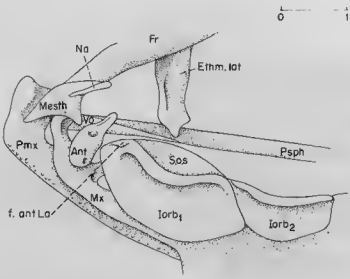


FIG. 30. — *Pattersonichthyx delicatus* GOODY : Partie antérieure du neurocrâne (× 17 env.). D'après l'individu HDJ-73-27 (M.N.H.N.P.).

Pleurosphénoïde et prootique ne sont pas interprétables.

Le basisphénoïde (*Bs*) est fin et grêle. Il n'atteint pas le parasphénoïde.

L'orbite n'est pas très grande puisqu'elle représente un peu moins du 1/3 de la longueur totale de la tête. Elle est limitée par l'antorbital (Ant) et 5 infraorbitaux. L'antorbital (*Ant*), bien développé, est trapu à sa base. Il présente un pore pour l'entrée du canal infraorbitaire. Il n'y a pas de supraorbitaire (*So*), ce qui confirme l'observation faite par P. C. GOODY dans son tableau de comparaison avec les Myctophiformes et les Salmoniformes (1969 : 203, tab. 1). L'infraorbital 1 ou lacrymal (*Iorb 1*) est nettement plus long que les suivants. Il est en forme de trapèze allongé dont les bords supérieur et inférieur sont respectivement convexe et concave. Les infraorbitaux 2 et 3 (*Iorb 2* et *3*), presque triangulaires, ont la même hauteur que le lacrymal. Les infraorbitaux 4 et 5 (*Iorb 4* et *5*) sont nettement plus petits et quadrangulaires.

Le canal infraorbitaire (*c.i.o*) court, tout le long du bord supérieur de la série infraorbitaire, sous un fin bourrelet osseux, qui présente le même aspect sur le lacrymal que sur les infraorbitaux suivants (contrairement à *Ctenothrissa*, où le canal infraorbitaire court sur le lacrymal dans un tube fermé qui se divise en plusieurs canalicules s'ouvrant chacun par un pore, similairement à ce qui s'observe chez *Heterothrissa*).

Il est possible de confirmer la présence d'un méplat suboculaire (*S.o.s*) sur les infraorbitaux 1 et 2. Ce méplat suboculaire signalé par P. C. GOODY (1969 : 162) est une lame osseuse très fine qui connaît en surface, un certain développement, du moins sur l'infraorbital 1. Sur le deuxième infraorbital, le méplat suboculaire est très peu développé et reste confiné dans la partie antérieure.

Source : MNHN, Paris

B. LE SPLANCHNOCRÂNE

1) RÈGION PTÉRYGO-CARRÉE (Fig. 29, 31 à 34).

En forme de triangle élargi, le carré (*Q*) présente un bord antérieur légèrement plus grand que le bord postérieur (et non « considérablement plus long » comme le signale P. C. COODY). En effet, le bord supérieur présente une légère indentation au niveau de la gouttière du symplectique, indentation qui se prolonge jusqu'au bord postérieur. Dans sa partie ventrale, le bord postérieur s'incurve assez fortement à proximité du condyle articulaire, ce qui rend possible une plus grande mobilité de la mandibule lors de l'ouverture de la bouche. À ce niveau, le bord postérieur du carré est renforcé par un bourrelet.

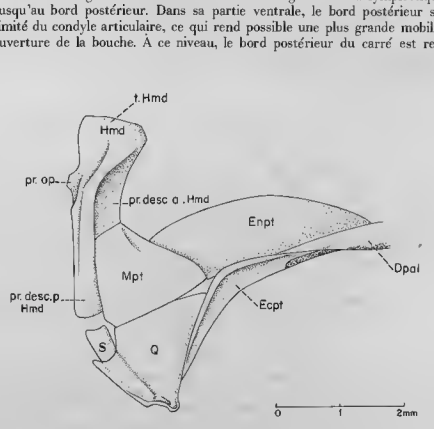


FIG. 31. — *Pattersonichthys delicatus* Goody : Région ptérygo-carrée (× 17 env.). D'après l'individu HDJ-73-74 (M.N.H.N.P.).

Le carré est accolé au métaptérygoïde (*Mpt*) par les 2/3 de son bord supérieur situé en avant du symplectique. De forme triangulaire, le métaptérygoïde possède un angle supérieur tronqué qui entre en contact avec le processus lamellaire antérieur de l'hyomandibulaire. Il n'y a pas de fenêtre métaptérygoïdienne.

L'ectoptérygoïde (*Ecpt*) longe le carré sur presque toute la longueur de son bord postérieur et se recourbe à 120° environ. Son bord postéro-dorsal est renforcé par un bourrelet très marqué dont la largeur maximale se situe à l'angle des deux branches. Une petite plaque ovale finement dentée est visible sur le bord inférieur de l'ectoptérygoïde près de l'articulation avec le dermopalatin.

Le dermopalatin (*Dpal*) prolonge l'ectoptérygoïde vers l'avant. Il est difficilement visible car généralement masqué par le lacrymal. Néanmoins, une zone dentée a pu être observée le long de son bord ventral, lequel s'infléchit vers le haut dans sa partie antérieure pour former le processus maxillaire (*pr.mx.Dpal*), plus étroit et plus épais.

L'entoptérygoïde (*Enpt*), ovale, ne présente pas de particularité notable. Il est impossible de savoir s'il était denté ou non.

Source : MNHN, Paris

2) MÂCHOIRE SUPÉRIEURE (Fig. 32 et 33).

Le prémaxillaire (*Pmx*) diffère nettement de celui des Cténothrissiformes par la longueur de son processus alvéolaire qui peut atteindre la moitié de la longueur de la mâchoire et surtout, caractère plus important, par la forme de ses processus symphysaires ascendant et articulaire. D. E. ROSEN (1973 : 464) signale que le processus ascendant (*pr.asc.Pmx*) est fin et lamellaire comme chez les Aulopoïdes. Le prémaxillaire diffère cependant de ceux-ci (D. E. ROSEN & C. PATTERSON, 1969 : 457), par un processus articulaire (*pr.art.Pmx*) bien développé mais sans séparation avec le processus ascendant. L'ensemble des deux processus forme une plaque quadrangulaire et seule une légère dépression est observable entre les deux zones correspondant aux deux processus, rappelant les observations faites par D. E. ROSEN & C. PATTERSON (1969 : 457) chez *Myctophum*. Le processus ascendant présente à mi-hauteur un petit processus transversal qui rejoint son homologue et devait assurer la liaison entre les deux prémaxillaires. Il n'y a pas de processus postmaxillaire.

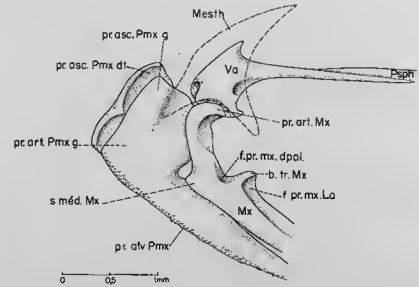


FIG. 32. — *Pattersonichthys delicatus* Goody : Partie antérieure du prémaxillaire (× 25 env.). D'après l'individu HDJ-73-69 (M.N.H.N.P.).

Le prémaxillaire (*Pmx*) diffère nettement de celui des Cténothrissiformes, par la longueur de son processus alvéolaire, qui peut atteindre la moitié de la longueur de la mâchoire, et surtout, caractère plus important, par la forme de ses processus symphysaires ascendant et articulaire. D. E. ROSEN (1973 : 464) signale que le processus ascendant (*pr.asc.Pmx*) est fin et laminaire comme chez les et sous le crochet signalé ci-dessus, une profonde dépression (*f.pr.mx.dpal.*) permet l'articulation du processus maxillaire du dermopalatin (*pr.mx.Dpal*). Cette dépression est bordée postérieurement par un bourrelet transversal (*b.tr.Mx*) qui limite les mouvements du dermopalatin. En arrière de ce bourrelet, débute une seconde dépression dans laquelle prend place un processus interne du lacrymal, et qui est bordée vers l'intérieur par une fine plaque osseuse. Reliée par une partie tubulaire à l'extrémité antérieure de l'os, la plaque postérieure du maxillaire, ovale, ne présente aucune ornementation. Elle est bordée par plusieurs rangées de dents minuscules. Toutefois, la diminution du nombre des dents vers l'arrière, signalée par P. C. GOODY (1969 : 163) n'a pu, en aucun cas, être mise en évidence.

Le maxillaire est surmonté par deux supramaxillaires. Le supramaxillaire postérieur (*Smx 2*), ovale, présente antérieurement un fin processus allongé qui coiffe en partie le supramaxillaire antérieur (*Smx 1*). Ce processus est beaucoup moins développé que celui des Cténothrissiformes. Vers l'arrière, il se prolonge à la surface du supramaxillaire postérieur, par un fin bourrelet sinusoïdal, seule ornementation de cet os. Le supramaxillaire antérieur est petit, ovale, légèrement effilé vers l'avant.

Source : MNHN, Paris

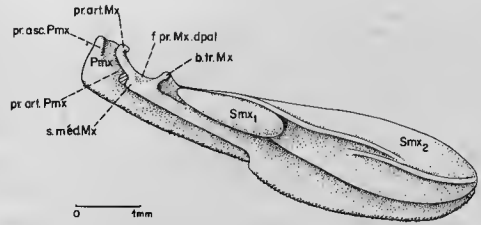


FIG. 33. — *Pattersonichthys delicatus* Goody : Mâchoire supérieure (× 17 env.). D'après l'individu HDJ-73-73 (M.N.H.N.P.).

3) MANDIBULE (Fig. 29).

La mandibule est longue et basse. Son bord ventral est convexe. La symphyse est très basse mais sa hauteur est néanmoins légèrement variable d'un individu à l'autre. Le processus coronoïde du dentaire (*Dent*) n'atteint pas le sommet de la mandibule, lequel est formé par conséquent par l'angulaire (*Ang*). Le bord alvéolaire du dentaire se recourbe à 90° vers l'extérieur, formant un bourrelet en surplomb par rapport au reste de l'os. De ce fait, les nombreuses dents pointues qui recouvrent tout le bourrelet sont parfaitement visibles en vue externe. Le dermarticulaire (*Dart*) est un petit os de forme allongée en vue externe.

Le canal mandibulaire (*c.md*) court à l'intérieur du dentaire et s'ouvre par 4 pores. Au niveau de l'angulaire, il est abrité dans une profonde gouttière largement ouverte.

4) ARC HYOÏDE ET RAYONS BRANCHIOSTÈGES (Fig. 34).

L'hyomandibulaire (*Hmd*) est conforme à la description donnée par P. C. GOODY (1969 : 162). Néanmoins, le bourrelet qui prend naissance à l'avant de la tête articulaire et part à 45° pour atteindre et longer le bord postérieur du processus descendant postérieur, ne recouvre jamais le préopercule, comme le représente P. C. GOODY (1969, fig. 73 et 74), mais lui est étroitement accolé. Un processus

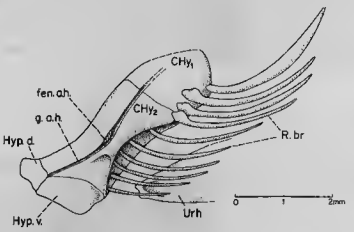


FIG. 34. — *Pattersonichthys delicatus* Goody : Arc hyoïde (× 12,5 env.). D'après l'individu HDJ-73-28 (M.N.H.N.P.).

Source : MNHN, Paris

descendant antérieur, formé d'une fine lame osseuse, longe le processus postérieur jusqu'à mi-hauteur de celui-ci, et vient en contact avec le métaptérygoïde.

Le symplectique (*S*), dont l'extrémité supérieure a la même largeur que la base du processus postérieur de l'hyomandibulaire, s'effile jusqu'au fond de la gouttière symplectique du carré.

Le cératohyal proximal (*CHy 1*) est peu visible : seule est observable la zone d'articulation avec les rayons branchiostèges. Le cératohyal distal (*CHy 2*), grossièrement rectangulaire, est deux fois plus long que large : ses contours dorsal et ventral sont légèrement concaves. La face externe de l'os est ornée d'un relief en forme de sablier, limité dorsalement par la gouttière de l'artère hyoïdienne (*g.a.h*) et ventralement par la zone d'articulation des rayons branchiostèges. Une petite fenêtre allongée, déjà signalée par P. C. GOODY existe au niveau du plus fort étranglement de ce relief.

Deux hypohyaux sont observables en avant du cératohyal distal. L'hypohyal ventral (*Hyp.v*) plus grand que l'hypohyal dorsal (*Hyp.d*) prolonge le relief en sablier précédemment décrit. L'hypohyal dorsal prolonge la partie du cératohyal distal située au-dessous de la gouttière de l'artère hyoïdienne (laquelle passe entre ces deux hypohyaux).

Il y a 10 rayons branchiostèges (*R.br*). Les 6 premiers, très fins, s'articulent le long du bord inférieur du relief en sablier du cératohyal distal. Leur base repose sur une fine plaque osseuse ventrale de cet os. Le 7e rayon branchiostège s'insère à la limite des deux cératohyaux, tandis que les 3 derniers sont portés par le cératohyal proximal (= épihyal de P. C. GOODY). Les rayons branchiostèges 7 à 9 sont fortement élargis à leur base. Le 10e présente une base normale mais s'élargit considérablement ensuite vers son extrémité postérieure.

L'urohyal (*Urh*) est visible par sa base articulaire assez large. En arrière de celle-ci, sur une plaque osseuse dont les limites ne sont pas connues, on remarque une forte dépression correspondant à l'insertion de ligaments.

5) REPLI OPERCULAIRE (Fig. 29).

La description de l'appareil operculaire diffère sensiblement de celle proposée par P. C. GOODY (1969, fig. 73 et 74).

L'opercule (*Op*) est nettement plus large au niveau du processus opercularis auquel correspond, sur la même horizontale, un angle postérieur nettement marqué. Sur l'angle antéro-dorsal, sont observables 3 écailles, contrairement à ce que note P. C. GOODY (p. 160 et 168).

Le sousopercule (*Sop*) est renflé dans sa partie inférieure, et se prolonge par un long processus étroit qui se termine près de l'angle postérieur de l'opercule. Cette forme renflée à la base, rappelle celle observée chez les Gténothrissiformes.

L'interopercule (*Iop*) est large. Son bord postérieur est légèrement concave et sa forme générale est grossièrement trapézoïdale (plus longue que haute).

Le préopercule (*Pop*) est deux fois plus large que ne l'a figuré P. C. GOODY. Sur ses figures, semble être représenté seulement le rebord osseux correspondant au canal préoperculaire qui court le long du bord antérieur de l'os. L'angle des deux branches est peu marqué, et la branche inférieure est assez courte. En position normale, le préopercule est légèrement incliné vers l'arrière.

Aucune ornementation n'est observable sur l'appareil operculaire.

III — DESCRIPTION DU SQUELETTE POST-CRÂNIEN

A. LA COLONNE VERTÉBRALE (Fig. 35).

Elle comprend 30 (ou 31) vertèbres : 13 abdominales et 17 (ou 18) postabdominales, dont 6 caudales. Les centra sont toujours plus longs que hauts.

Les arcs neuraux, toujours insérés sur la 1/2 antérieure des centra correspondants, sont très grêles. Les 3 premières et la dernière vertèbres abdominales ne portent pas de côtes. Celles-ci sont au nombre de 9 paires. Des basapophyses sont observables latéralement dès la 6e vertèbre mais elles ne deviennent visibles en-dessous des centra, qu'à partir de la 10e vertèbre. Les côtes sont courtes et

Source : MNHN, Paris

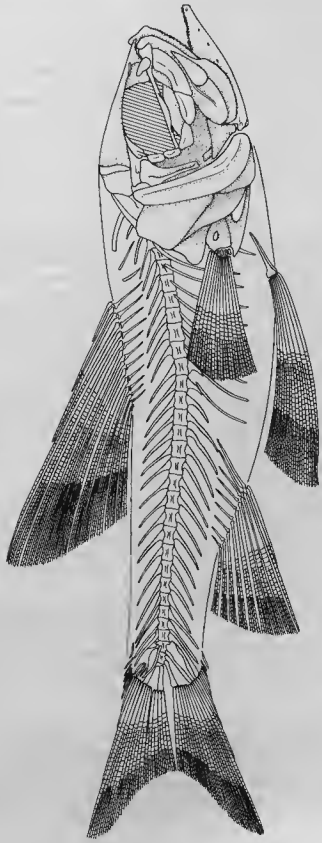


FIG. 35. — *Pattersonichthys delicatus* Goody : Reconstitution générale (× 5 env.).

Source : MNHN, Paris

fines. Les côtes antérieures ne sont jamais plus longues que les côtes postérieures, contrairement à ce qu'a figuré P. C. COODY (fig. 76).

Les hémapophyses des premières vertèbres postabdominales présentent une sorte de cal à une hauteur correspondant à celle du dernier processus transverse, ce qui fait penser à la différenciation entre hémapophyse et hémacanthe remarquée par J. BLOT (1968). Ce cal s'efface progressivement et disparaît après la nageoire anale.

De fins épipleuraux et épineuraux sont observables jusqu'au niveau de la 8e vertèbre postabdominale.

B. LES NAGEOIRES IMPAIRES (Fig. 35).

1) LA NAGEOIRE DORSALE.

Elle comprend 14 rayons dont les 10 derniers seulement sont bifurqués. Contrairement à ce que signale P. C. COODY (1969 : 166), seul le premier élément ne paraît pas segmenté. Le second présente en effet des traces de segmentation en articles à son extrémité distale. De même, les axonostes proximaux ne sont pas « longs, étroits et dépourvus d'expansion » mais présentent au contraire, deux lamelles osseuses fines, disposées mésialement de part et d'autre d'une baguette principale.

Le premier lépidotriche bifurqué est aussi le plus long. La taille des lépidotriches suivants décroît rapidement, si bien que lorsque la nageoire dorsale est rabattue sur le dos de l'animal, leur extrémité n'atteint pas celle du plus long lépidotriche, qui se situe à la verticale de la 10e vertèbre postabdominale (La nageoire dorsale est donc nettement plus longue que ne l'a représentée P. C. COODY sur la figure 76).

La nageoire dorsale est supportée par 12 axonostes proximaux, précédés par 3 rayons inermes (on remarquera que P. C. COODY décrit effectivement, p. 166, 3 rayons inermes chez *Pattersonichthys*, mais signale, p. 203, que ce genre peut en posséder 3 ou 4 comme chez les Myctophiformes). En aucun cas, il n'a été possible d'observer 4 rayons inermes. Le premier rayon inerme, très développé, est toujours en partie caché par le posttemporal, et s'accole à l'épine neurale de la première vertèbre.

La base de la nageoire dorsale se termine à la verticale de la dernière vertèbre abdominale.

2) LA NAGEOIRE ANALE.

Elle prend naissance au niveau de la 5e vertèbre postabdominale et se termine sur la verticale passant par la 8e. Il existe donc une distance égale à 5 centra vertébraux entre la fin de la base de la nageoire dorsale et le début de la base de la nageoire anale. Celle-ci est constituée de 10 lépidotriches dont 8 bifurqués. Le premier lépidotriche n'est ni divisé ni articulé ; il diffère du premier lépidotriche de la nageoire dorsale par sa base identique à celle des lépidotriches suivants (cf. p. 118). Le deuxième lépidotriche comporte quelques articles à son extrémité distale.

Comme pour la nageoire dorsale, le premier lépidotriche bifurqué est le plus long. Il atteint, en position couchée, le niveau de la 14e vertèbre postabdominale. Aucun autre lépidotriche n'atteint ce point. La nageoire anale est soutenue par 9 axonostes. Les premiers, plus longs, s'intercalent entre les hémapophyses des premières vertèbres postabdominales. On remarque que chez les Cténothrissiformes, les premiers axonostes, au contraire, sont plus courts, et ne s'intercalent pas entre les extrémités distales des hémapophyses.

3) LA NAGEOIRE CAUDALE (Fig. 36).

La nageoire caudale est homocerque, à lobes sensiblement égaux. Elle est composée de 19 lépidotriches principaux dont 17 branchus, précédés de 8 et 9 rayons marginaux respectivement dorsaux et ventraux. P. C. COODY (p. 169) signale que les premiers rayons marginaux dorsal et ventral, légèrement aplatis, sont placés plus horizontalement et que, de ce fait, ils peuvent être considérés comme des restes de plaques dermiques dorsale et ventrale. De nombreuses observations viennent confirmer cette interprétation.

Source MNHN, Paris

Il faut noter l'existence d'un espace allongé situé entre le lépidotriche principal non bifurqué du lobe dorsal et le rayon marginal qui lui est immédiatement accolé.

Le squelette caudal axial comprend 6 centra : deux complexes uropseudurostylaire (*U2 + Ur*) et uroterminal (*PU1 + U1*) et les vertèbres préurales 2 à 5 (*PU2* à *PU5*). Les vertèbres préurales 4 et 5 (*PU4* et *PU5*) portent des épines neurales et hémales longues et grêles non modifiées, qui participent au soutien des premiers rayons marginaux. Si l'épine neurale de la vertèbre préurale 3 (*n.PU3*) n'est pas modifiée, l'épine hémale (*h.PU3*) est au contraire élargie, et porte antérieurement une étroite et courte lamelle osseuse. La vertèbre préurale 2 possède une épine neurale (*n.PU2*) courte, autogène, en forme de feuille pédonculée, tout à fait comparable à celle observée chez certains Myctophiformes comme *Nematonotus*, ou Cténothrissiformes comme *Ctenothrissa* ou mieux encore *Heterothrissa*. Elle atteint le 1/3 de la hauteur de l'épine neurale de la vertèbre préurale 3 (*n.PU3*). L'épine hémale de la vertèbre préurale 2 (*h.PU2*) possède antérieurement une très large expansion osseuse que l'on retrouve chez les autres représentants de l'ordre des Pattersonichthyiformes.

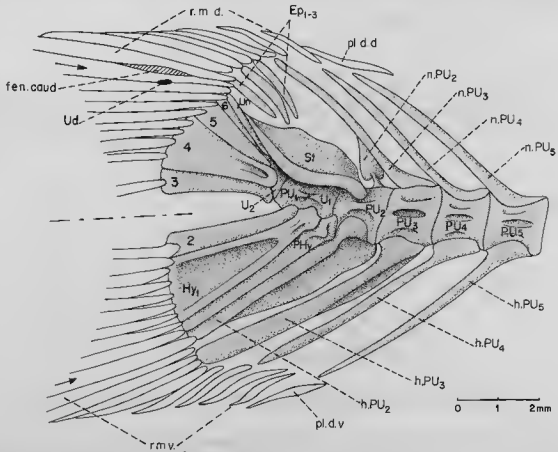


FIG. 36. — *Pattersonichthys delicatus* Goody : Squelette caudal (× 11 env.). D'après l'individu HDJ-73-68 (M.N.H.N.P.).

Dorsalement par rapport aux deux complexes terminaux, le stégural (*St*) est formé d'un élément épaissi de forme sinusoïdale, surmonté sur presque toute sa longueur par une large plaque osseuse. L'extrémité antérieure du stégural atteint le milieu du centrum de la vertèbre préurale 2. Le stégural est doublé dans sa partie postérieure par un second uroneural (*Un*). Un très petit urodermal (*Ud*) est observable à l'arrière sur la base du lépidotriche principal non bifurqué. Au-dessus du stégural, légèrement en arrière, se trouvent 3 épuraux (*Ep 1* à *3*) grêles et légèrement arqués, qui assurent le soutien des premiers rayons marginaux dorsaux.

Source : MNHN, Paris

Ventralement par rapport aux deux complexes, s'articulent 6 hypuraux (*Hyp 1* à *6*) et un parhypural.(*PHy*). Les hypuraux 1 et 4 sont élargis. Les hypuraux 2 et 3 dont les bords sont rectilignes (et non courbes comme chez *Phoenicolepis*) sont séparés par un diastème important.

C. LE SQUELETTE APPENDICULAIRE

1) Ceinture et nageoires pectorales (Fig. 37).

La représentation de la ceinture scapulaire diffère sensiblement de celle proposée par P. C. Coody (1969, fig. 75).

Le supratemporal n'est pas conservé.

Le posttemporal (*Pt*) possède un processus épiotique (*pr.épo.Pt*) de longueur double de celle du processus intercalaire (*pr.int.Pt*). La plaque osseuse arrondie du corps de l'os se prolonge légèrement sur le processus épiotique.

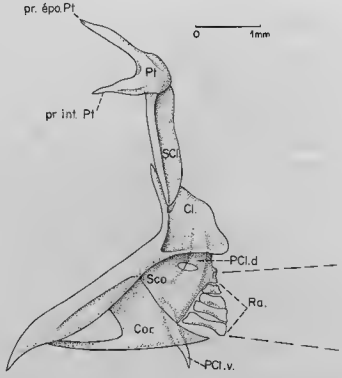


Fig. 37. — *Pattersonichthys delicatus* Goody : Ceinture scapulaire (× 17 env.). D'après l'individu HDJ-73-28 (M.N.H.N.P.).

Le supracleithrum (*SCl*), en forme de triangle étiré, possède un bourrelet antérieur que prolonge vers l'arrière une plaque osseuse fine dont le bord postérieur est ondulé. Le 1/3 inférieur du supracleithrum vient s'encastrer dans une gouttière située sur la face externe du cleithrum (*Cl*). Ce dernier se compose de deux branches très inégales. La branche supérieure, formée par une plaque osseuse triangulaire aussi haute que large, dont le bord postérieur est légèrement sinusoïdal, est bordée antérieurement par un bourrelet. Celui-ci se poursuit sur la branche inférieure mais s'estompe très vite. La branche inférieure, deux fois plus haute que la branche supérieure, s'élargit légèrement à mi-hauteur puis s'effile rapidement pour se terminer en pointe en se recourbant légèrement vers l'arrière.

La scapula (*Sca*) est plus haute que large et présente à son 1/3 supérieur un grand foramen allongé transversalement. Au niveau de ce foramen, le bord postérieur présente un processus saillant sur lequel viennent s'articuler les 2 premiers lépidotriches de la nageoire pectorale. En-dessous de ce

Source : MNHN, Paris

processus, 4 larges radiaux (*Ra*) de taille croissante de haut en bas, assurent l'articulation des 12 lépidotriches suivants.

Le coracoïde (*Cor*) se compose d'une plaque quadrangulaire attachée au cleithrum et au bord ventral de la scapula. Cette plaque supporte deux processus : l'un postérieur connaît un fort développement sans comparaison possible avec celui des Cténothrissiformes. La pointe postérieure de ce processus atteint en effet l'arrière du 4e radial. Diamètralement opposé à lui, le processus antérieur, très long et très étroit, rejoint le cleithrum au 1/4 inférieur de la hauteur de la branche inférieure.

Le postcleithrum (*PCl*) comporte une partie supérieure (*PCl.d*) réniforme qui s'étend sur toute la hauteur de la scapula, et sur une partie du cleithrum. Le postcleithrum ventral (*PCl.v*) est une baguette courte et trapue qui forme un angle de 120° avec le postcleithrum dorsal.

Les nageoires pectorales sont composées de 14 lépidotriches dont la longueur est nettement supérieure à celle représentée par P. C. COODY (fig. 76) puisque l'extrémité postérieure des lépidotriches atteint la 11e vertèbre abdominale (et non la 7e). Tous les rayons sont articulés et seul le premier n'est pas bifurqué. Une seule division dichotomique a pu être observée sur les autres lépidotriches.

2) CEINTURE ET NAGEOIRES PELVIENNES (Fig. 29 et 38).

Les os pelviens sont longs, en forme de baguette effilée vers l'avant. Ils s'élargissent brusquement en massue au niveau de l'insertion des lépidotriches. L'extrémité antérieure de l'os pelvien n'atteint jamais le coracoïde et s'arrête à la verticale du foramen scapulaire. Étant donné la position constante des os pelviens par rapport au coracoïde, il est probable que la ceinture pelvienne était solidement fixée par des ligaments à la ceinture scapulaire.

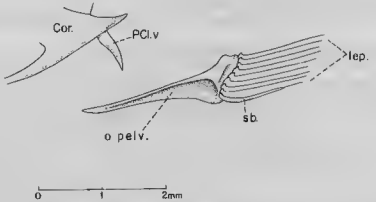


FIG. 38. — *Pattersonichthys delicatus* Goody : Ceinture pelvienne (× 16 env.). D'après l'individu HDJ-73-25 (M.N.H.N.P.).

IV — LES ÉCAILLES

Les écailles, très fines, sont cycloïdes. Elles recouvrent entièrement le corps et sont observables sur la joue, le rebord du préopercule et sur l'angle antéro-dorsal de l'opercule.

Source : MNHN, Paris

Genre PHOENICOLEPIS Nov.

Diagnose : Pattersonichthyidae dont la longueur de la tête est à peine supérieure à sa hauteur, et égale à la hauteur du tronc — Mandibule haute — Denture des mâchoires très développée — Antorbital petit — Méplat suboculaire sur les deux premiers infraorbitaires — 30 (ou 31) vertèbres dont 17 (ou 18) postabdominales — Nageoire anale située peu en arrière de la fin de la nageoire dorsale — Nageoires très longues (à l'exception de la caudale) — Pelviennes sub-thoraciques en position très avancée — Squelette caudal axial caractérisé par une épine neurale de la vertèbre préurale 2 très développée en feuille, des hypuraux arqués, un hypural 4 étroit, un complexe uroterminal court et l'absence de plaques dermiques dorsale et ventrale à l'avant des deux lobes de la nageoire caudale.

Espèce-type : Phoenicolepis arcuatus nov. sp. du Cénomanien moyen de Hadjula (Liban).

Origine du nom : Poisson en provenance de l'ancienne Phénicie.

PHOENICOLEPIS arcuatus nov. sp.

(Fig. 39 à 44, Pl. VIII, fig. 1-2, Pl. IX, fig. 1-2).

— *Diagnose :* Identique à celle du genre : une seule espèce.

— *Holotype :* N° HDJ — 73 — 76 du M.N.H.N. de Paris (Coll. M. Caudant).
Individu inclus dans la résine et préparé à l'acide.

— *Matériel :* En plus de l'holotype, sont préparés à l'acide les n° 1961 — 29 — 47 (Collection C. Arambourg).
HDJ — 73 — 3, 19, 40 et 72 (Collection M. Caudant).
B.M. (N.H.) 52510 (British Museum of Natural History).

— *Origine du nom :* Rappelle la forme arquée des hypuraux.

— *Horizon et gisement :* Cénomanien moyen de Hadjula (Liban).

— *Formules :*

C.V. = 13 + 17 (ou 18)
D = 1 + 14/(12)
A = 1 + 10/(9)
Pect = 13
Pelv = 8
Caud = (1 + 8) + I + 9/8 + 1 + (2 + 7)
Smith & Bailey = 0 — 0 — 0 — 2 — — —

— *Mensurations :*

	L.T.	L.st.	H.tr.	L.tête	H.tête	L.lép.D	L.a.A	L.lép.A
M.N.H.N.P. HDJ-73-76	45	36	13,5	11	11	23	23	14
% par rapport à la L.st	125	100	37,5	30,5	30,5	63,8	63,8	38,8

Source : MNHN, Paris

DESCRIPTION ANATOMIQUE

I — FORME GÉNÉRALE DU CORPS

Petit poisson dont la longueur totale atteint au maximum 45 mm. La longueur de la tête est sensiblement égale à la hauteur du tronc et comprise environ 3 fois dans la longueur standard.

La nageoire dorsale est insérée peu en arrière des nageoires pectorales. Sa base se termine au niveau de la 1re vertèbre postabdominale. La nageoire anale débute très peu en arrière de la fin de la nageoire dorsale. Les nageoires sont très longues.

II — DESCRIPTION DU CRÂNE

A. LE NEUROCRÂNE (Fig. 39).

Semblable dans ses grandes lignes à celui de *Pattersonichthys*, il en diffère cependant par plusieurs points.

Les frontaux (*Fr*), très longs, présentent une courbure convexe au dessus de l'orbite (alors que ceux de *Pattersonichthys* sont plats). Leur bord postérieur ne présente aucune concavité.

En arrière des frontaux, les pariétaux (*Pa*), rectangulaires, connaissent un développement plus grand.

Le supraoccipital (*Socc*) présente lui aussi un plus grand développement. Il se glisse très légèrement entre les parties postérieures des pariétaux attestant une tendance à la séparation de ceux-ci.

Les ptérotiques (*Pto*) sont ici très massifs, plus courts et plus hauts que ceux de *Pattersonichthys*. La fosse pour le muscle dilatateur de l'opercule est large. Le ptérotique assure à lui seul la presque totalité de l'articulation avec l'hyomandibulaire.

Les sphénotiques (*Spo*) ne présentent pas de particularité notable par rapport à ceux de *Pattersonichthys*.

La région antérieure, mal conservée, permet cependant l'étude du mésethmoïde (*Mesth*) dont la forme ne varie pas au sein des Pattersonichthyiformes.

Le vomer n'est pas visible.

Le parasphénoïde (*Psph*) est droit. Il traverse l'orbite très bas et ne semble pas posséder d'ailes latérales. Ses processus ascendants s'élèvent postérieurement en direction du prootique, mais restent cependant en position relativement couchée.

Orbitosphénoïde (*Obs*) et supraorbital (*So*) sont absents.

L'antorbital (*Ant*) se présente comme un os allongé, placé en position presque verticale, et dont la base s'articule avec une facette antérieure du lacrymal. Le développement de cet os est moindre que celui observé chez *Pattersonichthys*. Il est en revanche très semblable par sa forme et son développement à celui d'*Humilichthys*.

L'infraorbital 1 ou lacrymal (*Iorb 1*) est nettement plus développé que chez *Pattersonichthys*, ce qui fait que le rapport de surface Iorb1/Iorb2 est nettement plus grand ici. Un large rebord osseux suit la limite supérieure de l'os. À noter le grand développement de l'infraorbital 4 (*Iorb4*).

Un méplat suboculaire (*S.o.s*) est bien développé sur l'infraorbital 1. Sur l'infraorbital 2, il est formé d'une fine lamelle osseuse localisée aux deux tiers antérieurs de l'os.

Source : MNHN, Paris

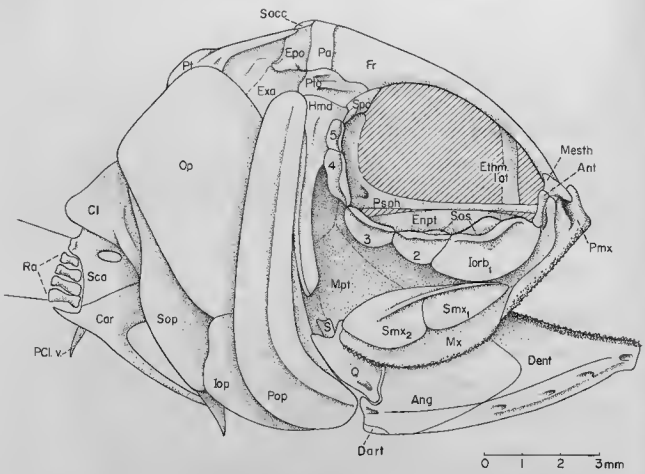


FIG. 39. — *Phoenicolepis arcuatus* nov. gen., nov. sp. : Reconstitution de la tête (× 10 env.). D'après l'individu HDJ-73-76 (holotype, M.N.H.N.P.).

B. LE SPLANCHNOCRÂNE (Fig. 39 à 41).

1) RÉGION PTÉRYGO-CARRÉE.

Le carré (*Q*) est plus haut et moins large que celui de *Pattersonichthys*. Son bord supérieur présente une échancrure faible au niveau de la gouttière du symplectique. Le bord postéro-inférieur est renforcé par un bourrelet.

Les limites des autres os (métaptérygoïde, ectoptérygoïde et dermopalatin) ne sont pas suffisamment nettes pour être interprétables.

Il n'est pas possible de savoir si l'entoptérygoïde (*Enpt*) est denté.

2) MÂCHOIRE SUPÉRIEURE (Fig. 39 et 40).

Le prémaxillaire (*Pmx*) dont la longueur est égale à un peu moins de la 1/2 de celle de la mâchoire, se caractérise par une séparation beaucoup plus nette que chez *Pattersonichthys*, entre les processus ascendant (*pr.asc.Pmx*) et articulaire (*pr.art.Pmx*). Une dépression bien marquée sépare en effet ces deux processus. La denture, bien développée, est observable sur plusieurs rangs sur toute la longueur du processus alvéolaire.

Source : MNHN, Paris

Le maxillaire (*Mx*) semblable à celui de *Pattersonichthys*, se caractérise par sa denture également très développée.

Le supramaxillaire antérieur (*Smx 1*), relativement grand, semble tronqué postérieurement. Il est recouvert à sa partie supérieure par un fin processus en baguette émis par le supramaxillaire postérieur (*Smx 2*). Celui-ci a une forme en ovale irrégulier. Son bord supérieur est à peine bombé, tandis que son bord inférieur présente un contour ventru. À l'exception du bourrelet qui prolonge vers l'arrière le processus antérieur du supramaxillaire postérieur, aucune ornementation n'est observable sur ces deux os.

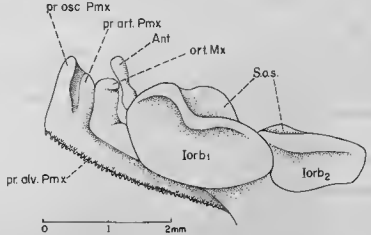


FIG. 40. — *Phoenicolepis arcuatus* nov. gen., nov. sp. : Partie antérieure du maxillaire (× 17 env.). D'après l'individu HDJ-73-72 (M.N.H.N.P.).

3) MANDIBULE (Fig. 41).

La mandibule est assez haute puisque sa hauteur est comprise un peu moins de deux fois et demie dans sa longueur. Le processus alvéolaire du dentaire (*Dent*) porte une denture identique à celle observée sur la mâchoire supérieure mais, à la différence de *Pattersonichthys*, aucun bourrelet n'est observable le long de ce processus alvéolaire. Dans la région symphysaire, la zone dentée s'étend sur la surface externe de l'os comme chez certains Béryciformes.

Le canal mandibulaire (*c.md*) s'ouvre par 4 pores situés sur le dentaire. Entre ces pores et le bord inférieur de la mandibule, existe une dépression fortement marquée, comme chez *Pattersonichthys*.

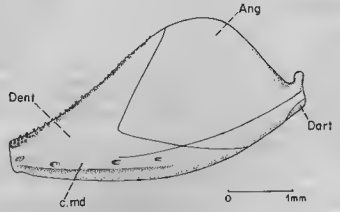


FIG. 41. — *Phoenicolepis arcuatus* nov. gen., nov. sp. : Mandibule (× 17 env.). D'après l'individu HDJ-73-48 (M.N.H.N.P.).

R. du MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

4) Arc hyoïde et rayons branchiostèges.

L'arc hyoïde semble identique à celui de *Pattersonichthys*. Il existe 10 rayons branchiostèges. Seul le dernier possède un élargissement à mi-longueur. Les bases sont toutes étroites, contrairement à ce que l'on a pu observer chez *Pattersonichthys* sur les bases des rayons branchiostèges 7 à 9.

5) Le repli operculaire (Fig. 35).

Le préopercule (*Pop*) diffère de celui de *Pattersonichthys* par un angle plus marqué des deux branches. En position normale, il est légèrement penché vers l'avant (contrairement à celui de *Pattersonichthys*). Tout le rebord antérieur, qui correspond à un peu plus du 1/3 de la largeur de l'os, est recouvert d'écailles.

L'opercule (*Op*) est plus large et plus massif que celui de *Pattersonichthys*. Son bord inférieur est bombé. L'angle antéro-dorsal est recouvert par 3 écailles.

Interopercule (*Iop*) et sousopercule (*Sop*) ne présentent pas de différence notable par rapport à *Pattersonichthys*, si ce n'est un étirement en hauteur (dû à la forme de la tête).

Aucune ornementation n'est observable sur le repli operculaire.

III — DESCRIPTION DU SQUELETTE POST-CRÂNIEN

A. LA COLONNE VERTÉBRALE (Fig. 42).

Elle est composée de 30 ou 31 vertèbres dont 13 abdominales et 17 ou 18 postabdominales : 6 d'entre elles participent au soutien des lépidotriches de la nageoire caudale. Les centra sont aussi hauts, ou plus hauts, que longs. Les arcs neuraux et hémaux ne sont pas toujours insérés à l'avant des centra comme chez *Pattersonichthys*, sauf dans la région caudale. Les vertèbres 4 à 13 portent des processus transverses qui se situent latéralement sur la 4^{e} vertèbre et s'abaissent progressivement sur les vertèbres suivantes tout en se développant. Ceux de la 9^{e} vertèbre sont visibles ventralement par rapport au centra vertébral. Les vertèbres 4 à 12 portent chacune une paire de côtes fines et assez courtes puisqu'elles dépassent à peine la moitié de la hauteur de la cavité abdominale. Les derniers processus transverses ne portent pas de côtes.

Dorsalement les centra présentent — à l'exclusion peut-être des 2 premiers — des arcs neuraux dont la taille diminue du 1er au 4^{e} avant d'augmenter jusqu'au 13^{e}. La longueur des arcs neuraux suivants reste pratiquement constante jusqu'à l'arc neural de la vertèbre préurale 3.

De fins épipleuraux et épineuraux sont observables sur les 22 premières vertèbres. Ils ne s'écartent pas des centra auxquels ils sont attachés.

B. LES NAGEOIRES IMPAIRES (Fig. 42).

1) La nageoire dorsale.

Elle est composée de 13 lépidotriches précédés d'un élément « épineux » comparable à celui observé chez *Pattersonichthys*. Les 3 premiers lépidotriches ne sont pas bifurqués : le 4^{e} est le plus long : il atteint, lorsqu'il est rabattu vers l'arrière, l'extrémité postérieure des lépidotriches caudaux. La taille des lépidotriches suivants diminue rapidement puisque l'extrémité du dernier n'atteint que la verticale passant par la 11^{e} vertèbre postabdominale.

L'endosquelette de la nageoire dorsale comprend 12 axonostes proximaux qui sont précédés de 3 rayons inermes, identiques à ceux décrits chez *Pattersonichthys*. La formule de Smith & Bailey est donc (si l'on inclut le premier élément épineux) 0 — 0 — 0 — 2 — — —. Les 3 premiers axonostes ne présentent pas de partie distale (cf. p. 118).

La nageoire dorsale débute sur la verticale passant par la 6^{e} vertèbre abdominale. Elle se termine sur la verticale passant par la 1re vertèbre postabdominale.

Source : MNHN, Paris

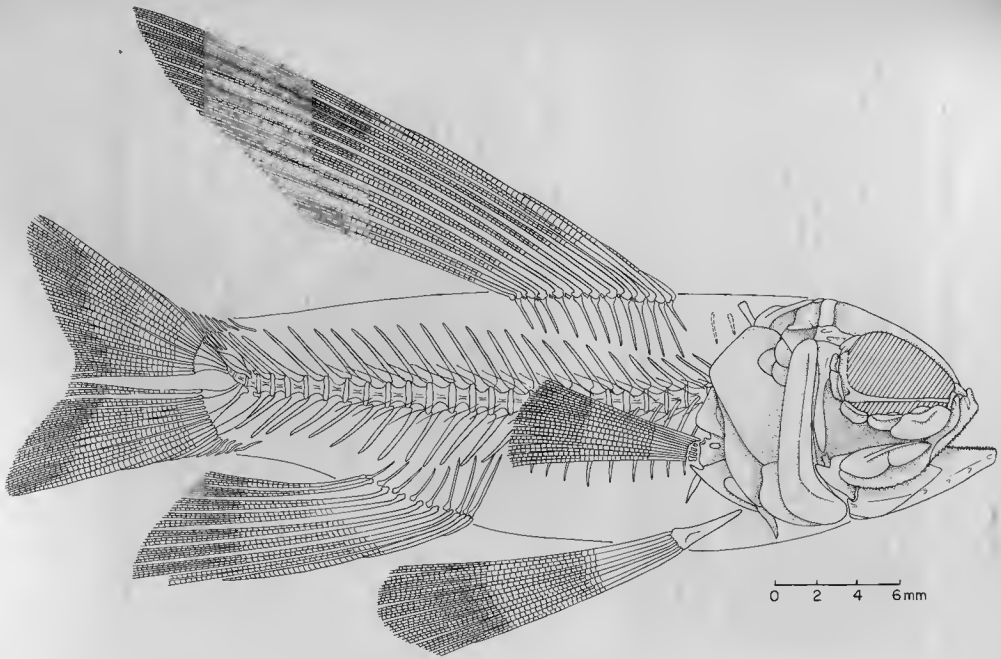


FIG. 42. — *Phoencolepis arcuatus* nov. gen., nov. sp. : Reconstitution générale (× 5.5 env.).

Source : MNHN, Paris

2) LA NAGEOIRE ANALE.

Débutant sur la verticale de la 3e vertèbre postabdominale, elle est composée de 10 lépidotriches auxquels s'ajoute un élément épineux comparable à celui de la nageoire dorsale. Les 2 premiers lépidotriches sont articulés mais non bifurqués (seul le premier n'est pas bifurqué chez *Pattersonichthys*). Le 3e lépidotriche ne présente qu'une seule division dichotomique. Le 4e est le plus long : son extrémité atteint, lorsqu'il est rabattu vers l'arrière, la verticale passant par le milieu des lépidotriches situés près de l'axe de la nageoire caudale. La taille des lépidotriches suivants diminue rapidement puisque la partie distale des derniers n'atteint pas l'extrémité postérieure des hypuraux.

La nageoire anale est soutenue par 9 axonostes proximaux, dont la taille diminue du premier au dernier. Seuls les 4 premiers s'intercalent légèrement entre les extrémités distales des épines hémales. La nageoire anale se termine sur la verticale passant par la 8e vertèbre postabdominale.

3) LA NAGEOIRE CAUDALE (Fig. 43).

Elle est formée de lobes sensiblement égaux précédés dorsalement et ventralement par 9 rayons marginaux. Les premiers rayons marginaux dorsal et ventral, de taille peut-être légèrement supérieure aux suivants, ne présentent aucun renflement central comme ceux de *Pattersonichthys*. Il est donc difficile ici de les considérer comme étant des plaques dermiques.

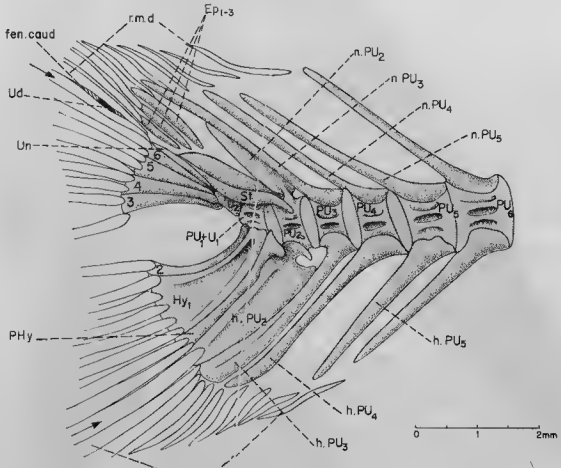


FIG. 43. — *Phoenicolepis arcuatus* nov. gen., nov. sp. : Squelette caudal (× 16 env.). D'après l'individu HDJ-73-76 (holotype, M.N.H. N.P.).

Source : MNHN, Paris

Le squelette axial se distingue de celui de *Pattersonichthys* par la taille réduite du complexe uro-terminal (*PU1* + *U1*). L'épine neurale de la vertèbre préurale 2 (*n.PU2*) en forme de feuille élargie, est nettement plus grande que celle de *Pattersonichthys* puisque sa longueur atteint les 2/3 de celle de l'épine neurale de la vertèbre préurale 3 (*n.PU3*) et s'insère par conséquent entre cette épine et le premier épural.

Le stégural (*St*) est formé d'un bourrelet sinusoïdal qui recouvre la plus grande partie du centrum préural 2 (*PU2*). La plaque osseuse qui surmonte ce bourrelet présente un développement moindre que celle de *Pattersonichthys*, ceci étant probablement la conséquence du développement de l'épine neurale de la vertèbre préurale 2. On verra, en effet, que chez *Humilichthys* (p. 114), dont l'arc neural de la vertèbre préurale 2 est surmonté par une épine neurale longue, cette plaque osseuse est très réduite. Un second uroneural (*Un*), fin, s'applique contre le stégural, qu'il dépasse postérieurement du 1/3 de sa longueur. Un petit urodermal (*Ud*) est observable à la base du lépidotriche principal non bifurqué, près de la fenêtre caudale (*fen.caud*). 3 épuraux de taille décroissante sont présents. Ventralement, les deux complexes uroterminal (*PU1* + *U1*) et uropseudurostylaire (*U2* + *Ur*) portent 6 hypuraux et un parhypural. Les hypuraux présentent la particularité d'être très fortement arqués, vers le haut (*Hy1* et surtout *Hy2*) ou vers le bas (*Hy3* surtout et *Hy4*), ce qui détermine un large espace ovale entre les hypuraux 2 et 3 : ce diastème est d'autant plus grand que les hypuraux sont situés, pour les inférieurs, dans la partie antérieure du complexe uroterminal et pour les supérieurs, dans la partie postérieure du complexe uropseudurostylaire. Contrairement aux autres Pattersonichthyiformes, *Phoenicolepis* possède un hypural 3 (*Hy3*) très étroit.

C. LE SQUELETTE APPENDICULAIRE (Fig. 42 et 44).

1) Ceinture et nageoires pectorales (Fig. 44).

La ceinture scapulaire est très proche de celle de *Pattersonichthys*. Cependant, en raison des proportions différentes des têtes de ces poissons, la ceinture scapulaire de *Phoenicolepis* est plus étirée et plus redressée que celle de *Pattersonichthys*. C'est ainsi que le processus antérieur du coracoïde (*Cor*) est en position plus couchée chez ce dernier.

Les nageoires pectorales sont composées de 13 lépidotriches dont le premier seul n'est pas bifur-

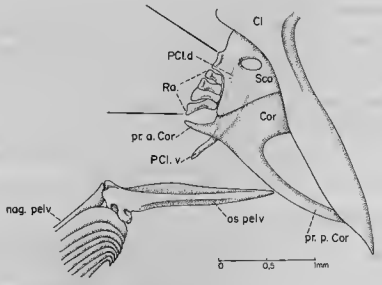


Fig. 44. — *Phoenicolepis arcuatus* nov. gen., nov. sp. : Ceintures scapulaire et pelvienne (× 25 env.). D'après l'individu HDJ-73-76 (holotype, M.N.H.N.P.).

Source : MNHN, Paris

qué. L'extrémité postérieure des lépidotriches atteint le niveau de la première vertèbre postabdominale. Si l'extrémité des nageoires pectorales de *Pattersonichthys* atteint la verticale passant par la 11e vertèbre abdominale, alors que celle de *Phoenicolepis* se termine au-dessous de la 14e vertèbre, la différence de longueur de ces nageoires n'est pas aussi importante qu'il n'y paraît en raison de la différence de longueur relative des vertèbres ; celles de *Pattersonichthys* étant nettement plus longues que celles de *Phoenicolepis*.

2) CEINTURE ET NAGEOIRES PELVIENNES (Fig. 42 et 44).

Les os pelviens sont plus forts que ceux de *Pattersonichthys*. Ils occupent une position plus avancée que chez celui-ci, puisqu'on les trouve souvent en contact avec l'os coracoïde, au niveau du 1/3 inférieur du processus antérieur. Ce contact, qui peut résulter dans certains cas du déplacement des nageoires lors de la fossilisation, témoigne cependant de la position pratiquement thoracique des nageoires pelviennes.

Les nageoires pelviennes sont constituées de 8 lépidotriches. Le premier seul n'est pas bifurqué. Il est légèrement plus court que les autres. Les lépidotriches sont très longs, puisqu'ils atteignent l'extrémité postérieure de la base de la nageoire anale, ce qui correspond à la verticale passant par la 8e vertèbre postabdominale.

IV — LES ÉCAILLES

Les écailles sont cycloïdes. Elles recouvrent tout le corps, la joue et le rebord antérieur du préopercule. Des circuli sont visibles dans l'angle antérodorsal de l'opercule : il semble qu'il existait 3 écailles à ce niveau.

Genre HUMILICHTHYS Nov.

Diagnose : Pattersonichthyidae dont la hauteur de la tête est égale aux 3/4 de sa longueur — Mandibule haute — Antorbital peu développé — Méplat suboculaire bien développé sur les 2 premiers infraorbitaux — 31 (32) vertèbres dont 14 (15) abdominales — 11 paires de côtes — Anale débutant peu en arrière de la dorsale — Pelviennes subthoraciques en position très avancée — Squelette caudal caractérisé par une épine neurale de la vertèbre préurale 2 longue et mince, un stégural réduit, des hypuraux droits, un hypural 4 large, un complexe uroterminal (*PU1 + U1*) long et par l'absence de plaques dermiques dorsale et ventrale.

Espèce-type : Humilichthys orientalis nov. sp. du Cénomanien moyen de Hadjula (Liban).

Origine du nom : Humilis = Poisson de petite taille.

HUMILICHTHYS orientalis nov. sp.
(Fig. 45 à 50, Pl. X, fig. 1 à 3).

— *Diagnose :* Identique à celle du genre : une seule espèce.

— *Holotype :* N° HDJ – 73 – 29, M.N.H.N. de Paris (Collection M. Gaudant) du Cénomanien inférieur de Hadjula (Liban). Individu inclus dans la résine et préparé à l'acide.

— *Matériel :* En plus de l'holotype sont préparés à l'acide les spécimens.
1939 — 12 — 170 : Collection C. Arambourg.
HDJ — 73-6, 23 et 42 : Collection M. Gaudant.

Source : MNHN, Paris

— *Origine du nom :* En provenance de l'Orient.

— *Horizon et gisement :* Cénomanien moyen de Hadjula (Liban).

— *Formules :*

C.V. = 31 (ou 32) = 14 (ou 15) + 17
D = 1 + 12/(11)
A = 1 + 9/(9)
Pect = 13
Pelv = 8
Caud. = (3 + 6) + 1 + 9/8 + 1 + (2 + 7)
Smith & Bailey = 0 — 0 — 0 — 2 — — —

DESCRIPTION ANATOMIQUE

I — FORME GÉNÉRALE DU CORPS

Petit poisson au corps allongé, dont la longueur totale est d'environ 40 mm. La hauteur maximale du tronc est égale au 1/4 de la longueur totale. La tête est un peu plus longue que haute. Les nageoires pelviennes longues, sont subthoraciques, en position très avancée. La nageoire dorsale s'insère très en arrière des nageoires pelviennes. La nageoire anale débute peu en arrière de la nageoire dorsale.

II — DESCRIPTION DE LA TÊTE

A. LE NEUROCRÂNE (Fig. 45).

L'ensemble du neurocrâne se distingue de celui de *Pattersonichthys* malgré un schéma identique, par un aspect plus trapu.

Les frontaux (*Fr*) qui forment la majeure partie du neurocrâne, sont légèrement bombés vers leur milieu. Ils sont suivis par les pariétaux (*Pa*) trapézoïdaux, plus larges vers la partie médiane du neurocrâne.

Les ptérotiques (*Pto*) sont plus courts et plus hauts que ceux de *Pattersonichthys* et se rapprochent plus de ceux de *Phoenicolepis*.

Les autres os appartenant à la partie postérieure du crâne sont identiques à ceux décrits chez les autres représentants de l'ordre des Pattersonichthyiformes.

A la partie antérieure du neurocrâne, l'antorbital (*Ant*) connaît un développement moindre que celui de *Pattersonichthys* et se rapproche parfaitement de celui de *Phoenicolepis*.

La série infraorbitaire, formée de 5 infraorbitaux, est caractérisée par le fort développement de l'infraorbital 1 (*Iorb 1*) ou lacrymal dont la hauteur est double de celle de l'infraorbital 2 (*Iorb2*), ce qui n'est pas sans rappeler les proportions observées chez les Holocentridae, alors que chez *Pattersonichthys*, les hauteurs des différents infraorbitaux sont similaires, comme c'est aussi le cas chez les Trachichthyidae.

Le méplat suboculaire (*S.o.s*) est bien développé sur toute la longueur des deux premiers infraorbitaux.

B. LE SPLANCHNOCRÂNE

1) RÉGION PTÉRYCO-CARRÉE (Fig. 46).

Le carré (*Q*) est très large avec un bord antérieur plus long que le bord postérieur. Le bord postérieur, légèrement incurvé, présente une profonde indentation au niveau de la gouttière du symplec-

Source : MNHN, Paris

tique. Comme chez *Pattersonichthys*, un bourrelet est présent le long du bord postérieur, permettant de limiter les mouvements de la mandibule vers l'arrière. En vue interne, le carré présente une profonde gouttière pour le symplectique. Toute la partie centrale de l'os est fortement excavée pour l'insertion du muscle adducteur de la mandibule.

En position normale, le condyle articulaire du carré se situe sur la verticale passant par le bord postérieur de l'orbite.

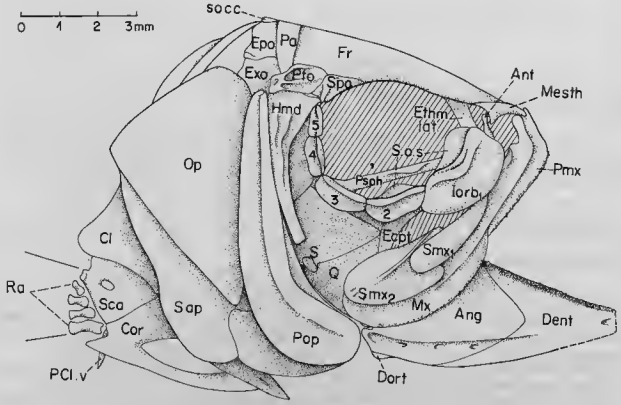


FIG. 45. — *Humilichthys orientalis* nov. gen. nov. sp. : Reconstitution de la tête (× 10 env.).

Le métaptérygoïde (*Mpt*) est peu ossifié. Ses limites sont difficilement observables car masquées par le revêtement d'écailles.

L'ectoptérygoïde (*Ecpt*), de forme classique, présente à l'avant une échancrure en forme de V, dans laquelle vient s'encastrer le dermopalatin. Au-dessous de cette échancrure, s'observe une petite plaque dentée de forme allongée.

Le dermopalatin (*Dpal*) est visible essentiellement par une longue plaque dentée qui longe le bord inférieur de l'os dans le prolongement de la plaque dentée de l'ectoptérygoïde. La densité des dents augmente au fur et à mesure que l'on s'éloigne de l'ectoptérygoïde.

Il est impossible de savoir si l'entoptérygoïde (*Enpt*) est denté ou non.

Source : MNHN, Paris

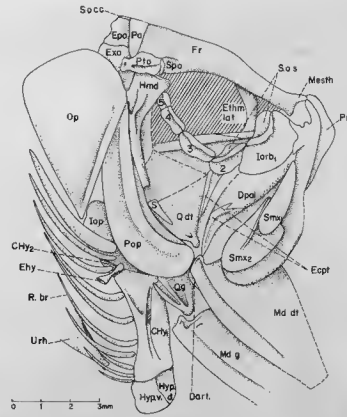


FIG. 46. — *Homalichthys orientalis* nov. gen., nov. sp. : Tête désarticulée (× 7,5 env.). D'après l'individu HDJ-73-29 (holotype, M.N.H.N.P.).

2) LA MÂCHOIRE SUPÉRIEURE (Fig. 45 et 46).

Le prémaxillaire (*Pmx*) est proche de ceux de *Pattersonichthys* et de *Phoenicolepis*. La dépression existant entre les processus ascendant et articulaire est moins marquée ici que chez *Phoenicolepis*. La longueur du processus alvéolaire est approximativement égale aux 2/5 de la longueur de la mâchoire supérieure.

Le maxillaire (*Mx*) diffère de celui de *Pattersonichthys* par la longueur légèrement plus faible de la partie dépourvue de dents et par le plus fort développement de la plaque postérieure : celle-ci recouvre en effet le condyle quadrato-mandibulaire.

La denture du prémaxillaire et du maxillaire est moins développée que chez *Phoenicolepis* et se rapproche en cela de celle de *Pattersonichthys*.

Deux supramaxillaires surmontent le maxillaire. Le supramaxillaire antérieur (*Smx 1*) est plus long que chez les autres représentants de l'ordre des Pattersonichthyiformes. Une très légère ornementation faite de 4 rides existe peut-être dans la zone postérieure du supramaxillaire postérieur (*Smx 2*).

3) LA MANDIBULE (Fig. 45 et 46).

Elle est nettement plus haute que celle de *Pattersonichthys* mais sa configuration générale en est néanmoins très proche. Seul l'angle postéro-ventral de l'angulaire (*Ang*), au niveau du dermarticulaire (*Dart*), est plus obtus tandis que le bord inférieur est plus bombé.

Source : MNHN, Paris

4) ARC HYOÏDE (Fig. 47).

L'hyomandibulaire (*Hmd*) se différencie de celui de *Pattersonichthys* par la courbure moins accusée, qui existe entre la tête articulaire et le processus descendant postérieur. Cette courbure est parfaitement indiquée par un bourrelet. Comme chez *Pattersonichthys* et chez *Phoenicolepis* l'hyomandibulaire s'articule par son 1/4 antérieur avec le sphénotique (*Spo*) et par ses 3/4 postérieurs avec le ptérotique (*Pto*).

L'interhyal (*Ih*) est un petit os allongé en forme de sablier.

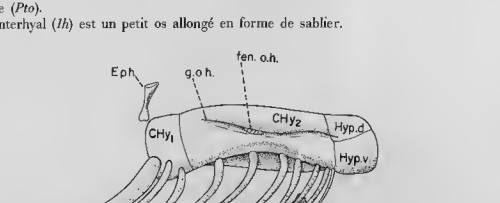


FIG. 47. — *Humilichthys orientalis* nov. gen., nov. sp. : Partie ventrale de l'arc hyoïde (× 10 env.). D'après l'individu HDJ-73-29 (holotype, M.N.H.N.P.).

Le cératohyal proximal (*CHy1*), de forme rectangulaire, est plus court que haut. Il supporte les 3 derniers rayons branchiostèges.

Le cératohyal distal (*CHy2*) est allongé. Sa longueur représente entre 2,5 et 3 fois sa hauteur. Son bord supérieur est convexe tandis que le bord inférieur concave correspond à la limite inférieure de la région en forme de sablier observée chez *Pattersonichthys*. Une fine plaque osseuse sur laquelle s'appuient les rayons branchiostèges 1 à 7 est également présente. Une petite fenêtre allongée est observable dans la gouttière de l'artère hyoïdienne à proximité du centre de l'os.

On peut observer 10 rayons branchiostèges (*R.br*) qui, à la différence de ceux de *Pattersonichthys*, ne sont pas modifiés (seul le 10e semble nettement plus large que les autres).

L'urohyal (*Urh*) n'est visible que par sa partie antérieure, beaucoup plus fine que celle de *Pattersonichthys*.

III — DESCRIPTION DU SQUELETTE POST-CRÂNIEN

A. LA COLONNE VERTÉBRALE (Fig. 48).

Elle comprend 31 (ou 32) vertèbres : 14 (ou 15) sont abdominales et 17 postabdominales, dont 6 participent au soutien des lépidotriches de la nageoire caudale. Les premiers centra sont nettement plus hauts que longs. Ce rapport s'inverse progressivement : de ce fait, les vertèbres postabdominales sont nettement plus longues que hautes.

Les arcs hémaux et neuraux ne sont pas toujours insérés, comme chez *Pattersonichthys*, sur la partie antérieure des centra. Les 2 (ou 3) premières vertèbres abdominales et la dernière ne portent pas de côtes. Celles-ci sont donc au nombre de 11 paires. Seules les 5 dernières sont portées par des

Source : MNHN, Paris

FIG. 48. — *Hamiltchthys orientalis* nov. gen., nov. sp. : Reconstitution générale (× 4,5 env.).

Source : MNHN, Paris

processus transverses visibles en dessous des vertèbres. Les extrémités libres des côtes n'atteignent jamais le 1/3 inférieur de la cavité abdominale.

La taille des neurapophyses diminue de la première à la huitième, puis augmente régulièrement bien que faiblement jusqu'à la dernière. Les hémapophyses situées dans la région occupée par la nageoire anale, sont toujours légèrement coudées à une hauteur correspondant à celle du dernier processus transverse.

B. LES NAGEOIRES IMPAIRES

1) La nageoire dorsale.

Elle débute à l'aplomb de la 8e vertèbre abdominale et est constituée de 12 lépidotriches dont les 3 premiers ne sont pas bifurqués. Elle est précédée, comme chez les autres Pattersonichthyiformes, par un petit élément épineux. Le 4e lépidotriche est le plus long : en position rabattue sur le bord dorsal de l'animal, son extrémité postérieure atteint le niveau de la vertèbre préurale 3. La taille des lépidotriches suivants diminue faiblement, puisque en position couchée, l'extrémité postérieure du dernier lépidotriche atteint le niveau de la vertèbre préurale 4.

La nageoire dorsale est précédée par 4 rayons inermes semblables à ceux de *Pattersonichthys*. Elle est soutenue par 11 axonostes proximaux grêles formés d'une étroite baguette osseuse encadrée de part et d'autre par une expansion osseuse très fine. Les axonostes distaux, observables à partir du 4e lépidotriche, sont petits, courts en forme de sablier. La nageoire dorsale se termine à l'aplomb de la 2e vertèbre postabdominale.

2) La nageoire anale.

Elle débute peu en arrière de la fin de la nageoire dorsale, sur la verticale passant par la 3e vertèbre postabdominale. Elle est composée de 9 lépidotriches précédés par un élément épineux. Les deux premiers lépidotriches ne sont pas bifurqués. Le 3e lépidotriche est le plus long. La taille des suivants diminue progressivement de telle façon que lorsque les lépidotriches sont rabattus sur le ventre de l'animal, leurs extrémités atteignent toutes la verticale passant par la vertèbre préurale 3.

La nageoire anale est soutenue par 9 axonostes proximaux dont les extrémités proximales s'intercalent faiblement entre les extrémités distales des hémapophyses.

La nageoire anale se termine au niveau de la 8e vertèbre postabdominale.

3) La nageoire caudale (Fig. 49).

La nageoire caudale comprend 19 rayons principaux dont 17 branchus bordés dorsalement et ventralement par 9 rayons marginaux dorsaux et ventraux. Ceux-ci sont très fins : il n'y a aucune différenciation du premier rayon marginal tant dorsal que ventral, en plaque dermique.

Entre le premier rayon principal dorsal non bifurqué et le dernier rayon marginal dorsal existe une fenêtre allongée (*fen.caud*).

Six centra participent au soutien des lépidotriches de la nageoire caudale : les complexes uropseudurostylaire (*Ur + U2*) et uroterminal (*PU1 + U1*) et les centra préuraux 2 (*PU2*) à 5 (*PU5*).

Dorsalement par rapport aux deux complexes, le stégural (*St*), long et étroit, est formé d'un bourrelet sinueux, qui s'avance jusqu'au milieu du centrum de la vertèbre préurale 2 (*PU2*). Au-dessus de la partie médiane de ce bourrelet, existe une plaque osseuse très étroite qui présente un développement moindre que celui observé chez *Pattersonichthys* et *Phoenicolepis*. Le stégural est doublé dans sa partie postérieure par un fin uroneural (*Un*). Un très petit urodermal (*Ud*) est observable à la base du lépidotriche principal non bifurqué. Trois épuraux (*Ep 1-2-3*) très grêles, espacés, sont situés dans la zone au dessus du stégural. L'épine neurale de la vertèbre préurale 2 (*n.PU2*) est longue (elle atteint les rayons marginaux dorsaux) et étroite : elle est absolument identique aux épines neurales précédentes (*n.PU3, n.PU4...*). Il semble qu'ici également (cf. *Phoenicolepis* p. 115) puisse exister une relation entre le faible développement de la plaque stégurale et la longueur de l'épine neurale de la vertèbre

Source MNHN, Paris

préurale 2. On peut remarquer également, la relative réduction des épuraux lorsque cette épine neurale 2 est longue et, à l'inverse, leur grande taille quand l'arc neural de la vertèbre préurale 2 est court (chez *Pattersonichthys*).

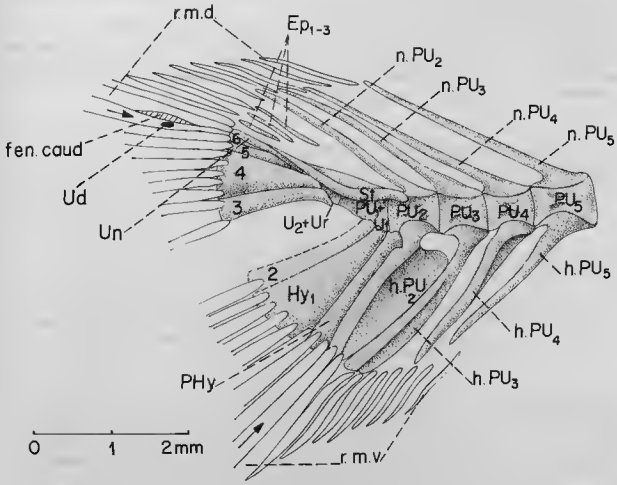


FIG. 49. — *Humilichthys orientalis* nov. gen., nov. sp. : Squelette caudal (× 15 env.). D'après l'individu HDJ-73-29 (holotype, M.N.H. N.P.).

Ventralement par rapport aux deux complexes uraux, viennent s'articuler 6 hypuraux et un parhypural. Les hypuraux 1 et 2 (*Hy1* et *2*) ainsi que le parhypural (*PHy*) sont insérés à la partie antérieure du complexe uroterminal (*PU1* + *U1*) qui est long comme chez *Pattersonichthys*. L'hypural 4 (*Hy4*) est large comme chez ce genre, tandis que l'hypural 6 (*Hy6*) est très réduit. L'épine hémale de la vertèbre préurale 2 (*h.PU2*) est très large comme celle observée chez les autres représentants de l'ordre des Pattersonichthyiformes. Les épines hémales des vertèbres préurales 3 et 4 (*h.PU3* et *h.PU4*) sont également élargies (mais de façon moindre que l'épine hémale 2), ce qui constitue un caractère propre à ce genre (du moins en ce qui concerne l'épine hémale 4).

Source : MNHN, Paris

C. LE SQUELETTE APPENDICULAIRE

1) CEINTURE ET NAGEOIRES PECTORALES (Fig. 50).

Posttemporal (*Pt*), supracleithrum (*SCl*) et cleithrum (*Cl*) sont plus proches par leur configuration, de ceux de *Phoenicolepis* que de ceux de *Pattersonichthys*.

La scapula (*Sca*), quadrangulaire, présente un foramen rond situé en son centre.

Le coracoïde (*Cor*) est caractérisé par un processus antérieur qui s'élargit vers l'avant et vient au contact du cleithrum, presque à l'extrémité de celui-ci. Le processus postérieur est moins développé que chez les autres Pattersonichthyiformes puisqu'il n'atteint que le milieu du 4e radial des nageoires pectorales.

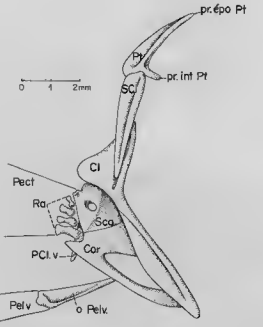


FIG. 50. — *Hunulichthys orientalis* nov. gen., nov. sp. : Ceinture scapulaire (× 7,5 env.). D'après l'individu HDJ-73-29 (holotype, M.N H.N.P.).

Le postcleithrum ventral (*PCl.v*) ne dépasse qu'à peine le coracoïde vers le bas.

Les nageoires pectorales comprennent 13 lépidotriches dont les 2 premiers ne sont pas bifurqués. Il semble que, comme chez *Pattersonichthys*, une seule dichotomie soit présente sur les autres lépidotriches. L'extrémité postérieure des plus longs lépidotriches atteint le niveau de la dernière vertèbre abdominale. Les nageoires pectorales sont donc relativement courtes si on les compare à celles des autres Pattersonichthyiformes, surtout si l'on tient compte du fait que chez ce genre les centra vertébraux sont plus longs que hauts.

2) CEINTURE ET NAGEOIRES PELVIENNES.

L'os pelvien assez mince, présente une tête articulaire en massue. Comme chez *Phoenicolepis*, la ceinture pelvienne est en position subthoracique très avancée. L'extrémité antérieure de l'os pelvien étant souvent en contact avec le coracoïde.

Les nageoires pelviennes sont composées de 8 lépidotriches. Le premier n'est pas bifurqué mais seulement articulé. Une double dichotomie est observable sur les autres lépidotriches.

Source MNHN, Paris

Les nageoires pelviennes sont très longues. Leur extrémité dépasse en effet l'origine de la nageoire anale et atteint la verticale passant par la 5e vertèbre postabdominale.

Un petit élément épineux impair (= splint bone) est observable à la base de chaque nageoire.

IV — LES ÉCAILLES

Les écailles, très fines, sont cycloïdes. Elles recouvrent le corps, la joue et l'angle antéro-dorsal de l'opercule.

AFFINITÉS DES PATTERSONICHTHYIFORMES

Les relations existant entre les membres de l'ordre des Pattersonichthyiformes, indiquent une filiation très intéressante entre les stades successifs représentés par les trois genres *Pattersonichthys-Phoenicolepis-Humilichthys* (*Pattersonichthys* étant le « stade » le plus primitif). C'est ainsi que certains caractères évoluent au sein de l'ordre de la façon suivante :

1) L'antorbital, bien développé chez *Pattersonichthys*, semble être en régression chez les deux autres genres.

2) Le méplat suboculaire (*S.o.s*) qui n'existe que sur le premier infraorbital chez *Pattersonichthys*, déborde le long du second infraorbital chez *Phoenicolepis* tandis que chez *Humilichthys* le développement a lieu sur toute la longueur des deux premiers infraorbitaux.

3) Le lacrymal (*lorb1*), dont la hauteur est sensiblement égale à celle des autres éléments de la série infraorbitaire chez *Pattersonichthys*, connaît un développement nettement plus important (toujours par rapport aux autres infraorbitaux) chez les deux autres genres.

4) La mandibule, longue et basse chez *Pattersonichthys*, devient plus haute et courte chez les autres formes.

La mâchoire supérieure de *Phoenicolepis* semble plus spécialisée que celle de *Pattersonichthys* par la séparation plus nette existant entre les processus ascendant et articulaire du prémaxillaire et par la longueur du processus alvéolaire par rapport à la longueur totale de la mâchoire. Par ce caractère, *Humilichthys* ne s'intègre pas vraiment dans la « lignée » et se rapproche plus de *Pattersonichthys*. *Phoenicolepis* présente par ailleurs, d'autres caractères plus spécialisés qui le séparent légèrement des deux autres genres ; ce sont : la denture plus importante des mâchoires (prémaxillaire, maxillaire et dentaire), la courbure des frontaux au niveau orbital (frontaux plats chez les autres genres, surtout *Pattersonichthys*), la forme plus haute du corps et la longueur excessivement grande des lépidotriches des nageoires dorsale et anale.

5) Les nageoires pelviennes, situées en position subthoracique chez *Pattersonichthys*, s'avancent très nettement chez *Phoenicolepis* et chez *Humilichthys* où les os pelviens sont parfois en contact avec le processus antérieur du coracoïde.

6) Le squelette caudal axial présente 3 « stades » caractérisés par l'évolution corrélative de plusieurs éléments. C'est ainsi que l'on a :

a) *Pattersonichthys*.

L'épine neurale de la vertèbre préurale 2 est courte, en forme de feuille pédonculée. Sa longueur représente le 1/3 de celle de l'épine neurale précédente (*n.PU3*). La plaque stégurale est largement développée. Ventralement par rapport aux centra vertébraux, l'épine hémale de la vertèbre préurale 2 présente un certain élargissement antérieur limité à sa partie proximale. L'hypural 6, bien développé, est en contact avec le complexe uro-pseudurostylaire. Enfin les plaques dermiques dorsale et ventrale semblent encore présentes, bien que leur forme soit proche de celle des rayons marginaux.

Source : MNHN, Paris

b) *Phoenicolepis.*

La longueur de l'épine neurale de la vertèbre préurale 2, plus développée, représente les 2/3 de celle de l'épine neurale de la vertèbre préurale 3. Son extrémité distale s'insère légèrement entre le premier épural et l'épine neurale précédente. La plaque stégurale est deux fois plus petite que celle de *Pattersonichthys.* L'épine hémale de la vertèbre préurale 2, possède une plaque antérieure sur toute sa hauteur. L'hypural 6 est toujours en contact avec le dernier centrum. Enfin, les premiers rayons marginaux dorsal et ventral, à peine plus développés que les suivants, et bien qu'occupant une position plus horizontale que ceux-ci, ne peuvent plus être considérés comme des plaques dermiques.

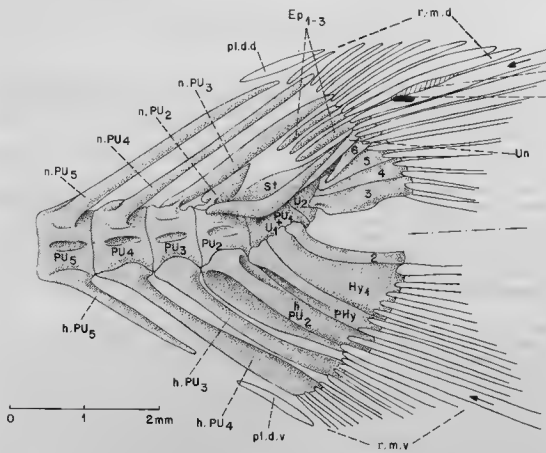


FIG. 51. — *Sardinioides minimus* (Agassiz) : Squelette caudal (× 20 env.). D'après l'individu HAK-73-103 (M.N.H.N.P.).

c) *Humilichthys.*

L'épine neurale de la vertèbre préurale 2 est aussi longue que celle de la vertèbre préurale 3. Le plaque stégurale est à peine développée. L'épine hémale de la vertèbre préurale 2 est très élargie antérieurement, sur toute sa longueur. L'hypural 6, très réduit, n'a plus de contact avec le dernier centrum et il n'existe aucune différence entre les premiers rayons marginaux dorsal et ventral et les suivants.

Dans les 3 cas, par ailleurs, l'extrémité antérieure du stégural s'avance jusqu'au milieu de la vertèbre préurale 2. Une telle disposition du stégural ne se remarque jamais chez les Cténothrissiformes ou chez les Béryciformes. Par contre, parmi les Myctophiformes, *Sardinioides minimus* (Agassiz) (fig. 51) présente la même particularité. (On peut remarquer également que ce genre présente, de même que

Source MNHN, Paris

Phoenicolepis, des hypuraux 2 et 3 arqués, laissant un large diastème entre eux.) Chez *Osmeroides pontivagus* Hay, dont l'intégration au genre *Sardinioides* (P. C. GOODY, 1969, p. 153) demande à être confirmée, l'exemplaire figuré (fig. 52) présente, outre le caractère précédemment décrit, relatif à la position du stégural, une particularité intéressante : la vertèbre préurale 2 porte dorsalement deux épines neurales, l'une postérieure (*n.PU2a*), courte en forme de feuille pédonculée, est accolée à une épine longue antérieure (*n.PU2b*), correspondant en principe à l'épine neurale de l'ancienne vertèbre préurale 3 (avant soudure des deux centra). Ventralement, l'épine hémale ne présente pas de dédoublement. C. PATTERSON (1968, p. 89), interprétant les différents modes de production d'une épine neurale complète à

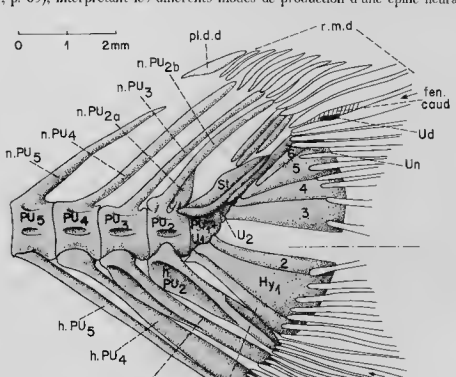


FIG. 52. — *Osmeroides pontivagus* Hay : Squelette caudal (× 12,5 env.). D'après l'individu AMNH 3812.

la vertèbre préurale 2, estime qu'il est possible d'obtenir une épine neurale apparemment longue notamment par fusion entre les second et troisième centra préuraux. Cette possibilité pouvant être reconnue par le dédoublement apparent, partiel ou total, des épines neurales ou hémales. L'auteur conclut que ce type de fusion n'a pas de signification générale. Or l'individu d'*Osmeroides* figuré ici ne présente plus aucun signe de dédoublement ni du centrum ni de l'épine hémale ; dès lors, si la fusion entre les deux épines neurales (*n.PU2* et *n.PU3*) avait été un peu plus poussée, plus rien ne distinguerait ce schéma de celui caractérisant *Humilichthys*. En conséquence, il n'est pas impossible que le passage d'une épine neurale courte à la vertèbre préurale 2, à une épine neurale longue, puisse être parfois expliqué par la soudure complète des deux vertèbres préurales 2 et 3 (ce qui n'est pas en désaccord avec la tendance à la diminution du nombre de vertèbres), et par la disparition de l'épine neurale de la vertèbre préurale 2. Th. MONOD (1967 : 118) estimait que la structure du squelette caudal pouvait être un caractère valable de descrimination au niveau de la famille et au dessus (sous-ordre et ordre). En 1968 (p. 83), C. PATTERSON abonde dans ce sens, et signale que *Pateroperca* et *Aulolepis* présentant, le premier, une épine longue à la vertèbre préurale 2, le second une épine neurale courte, doivent appartenir à

Source : MNHN, Paris

deux Familles différentes. L'observation, au sein des Cténothrissiformes et des Pattersonichthyiformes, d'une espèce (*Ctenothrissa enigmatica*) ou d'un genre (*Humilichthys*), dont l'épine neurale de la vertèbre préurale 2 est longue alors que les autres représentants des groupes présentent une épine courte, s'oppose à l'argumentation de Th. MONOD.

Il est intéressant par ailleurs, de comparer plus complètement les squelettes caudaux des Pattersonichthyiformes avec ceux des Myctophiformes crétacés tels que *Sardinioides* et *Osmeroides* (Les genres *Nematonotus* et *Acrognathus* diffèrent par de nombreux points, P. C. GOODY (1969 : 224), a estimé que *Nematonotus*, au moins, doit être considéré comme le représentant d'un sous-ordre nouveau des Salmoniformes, les Nematonotoidei). Il existe, en effet, une grande similitude de structure (fig. 60 et 61) entre ces genres : 6 centra participent au soutien des lépidotriches caudaux (contre 4 chez les Cténothrissiformes) ; le stégural, formé d'un bourrelet surmonté sur tout ou partie de sa longueur par une fine plaque osseuse, atteint le milieu de la vertèbre préurale 2 ; les épuraux, petits et fins, sont rejetés postérieurement en arrière et au-dessus du stégural ; un diastème plus ou moins important existe toujours entre les hypuraux 2 et 3 ; l'épine hémale de la vertèbre préurale 2 est fortement élargie ; fenêtre caudale et urodermal sont présents ; enfin les plaques dermiques, présentes chez les Myctophiformes, ne sont cependant pas très développées et rappellent celles de *Pattersonichthys*.

En 1971, D. E. ROSEN, identifiant une larve de *Macristium* Regan, reprenait les travaux de C. T. REGAN (1903 et 1911) et de N. B. MARSHALL (1961) sur la découverte de *Macristium chavesi* (fig. 53), espèce-type de la famille des Macristiidae, placée respectivement près des Alepocephalidae par C. T. REGAN, tandis que N. B. MARSHALL la plaçait dans les Cténothrissiformes. D. E. ROSEN a démontré que les différentes larves décrites par ces auteurs, ainsi que celle de *Macristiella perlucens* de F. H. BERRY & C. R. ROBINS (1967) n'étaient probablement que des larves de Myctophoïdes. Si l'on compare les Pattersonichthyiformes avec les Macristiidae (tab. VIII), on constate qu'ils présentent avec ces derniers certaines ressemblances.

TAB. VIII — Tableau tiré de D. E. ROSEN 1971, p. 5, et complété par les données relatives aux Pattersonichthyiformes.

	D	A	Pect	Pelv	C.V	R.br	Smx	Posit. anus	nag. adip.
« Chain specimen » Rosen 1971	16	13	15	8	60	8	1	anal	prés.
Discovery specimen Marshall 1961	17	13	15	7	61	10	0	»	abs.
Macristium chavesi Regan 1911	18	13	16	8	62	8	?	»	»
Macristiella perlucens Berry & Robins 1967	12	13	15	8	69	16	0	pelv.	prés.
Pattersonichthyiformes	13-15	10-11	13-14	8	30-32	10	2	anal	(?)

L'étude du tableau VIII montre que, si l'on met à part *Macristiella*, les Pattersonichthyiformes diffèrent des Macristiidae, essentiellement par le nombre de vertèbres (estimé chez les Macristiidae, par les auteurs, d'après le compte de myotomes).

Source : MNHN, Paris

Anatomiquement, on constate que le prémaxillaire constitue les 2/3 (N. B. MARSHALL, 1961, fig. 2) ou la 1/2 (D. E. ROSEN, 1971, fig. 4) de la longueur de la mâchoire, rapports comparables à ceux observés chez les Pattersonichthyiformes. Le processus articulaire du prémaxillaire (*pr.art.Pmx*), nettement marqué mais non séparé du processus ascendant (*pr.asc.Pmx*) (D. E. ROSEN, 1961, fig. 4), présente la même configuration que celui des Pattersonichthyiformes. Le maxillaire du « Chain specimen » (D. E. ROSEN, 1971) est peu denté mais il n'est pas impossible que d'autres dents apparaissent au cours

FIG. 53. — *Macristium chavesi* Regan : Vue générale (× 3,2 env.). D'après N. B. MARSHALL, 1961, fig. 1.

de la croissance ; par ailleurs, le maxillaire de *Macristium chavesi* représenté par N. B. MARSHALL (fig. 2), possède des dents sur toute sa longueur, comme celui des Pattersonichthyiformes. Reste le problème des supramaxillaires (*Smx*), absents chez *Macristium chavesi*, unique chez le « Chain spécimen » et au nombre de deux, bien développés chez les Pattersonichthyiformes. Néanmoins, l'absence de ces os chez la larve ne permet pas d'affirmer l'absence chez l'adulte : en effet N. B. MARSHALL (p. 366) signale qu'il n'y a aucune trace de supramaxillaire chez le dernier stade larvaire d'*Elops* et que ceux-ci apparaissent chez l'adulte. (Il faut malgré tout tenir compte du fait que pour *Elops*, il s'agit de métamorphoses). Par ailleurs, une tendance évolutive supposée des Pattersonichthyiformes pourrait conduire à la disparition de un ou des 2 supramaxillaires (Une telle disparition s'observe entre les Trachichthyidae crétacés et actuels).

Source : MNHN, Paris

Les éléments pharyngiens ne sont malheureusement pas observables chez les Pattersonichthyiformes, et aucune comparaison n'est possible sur ce sujet.

Notons encore, parmi les ressemblances entre *Macristium chavesi* et les Pattersonichthyiformes, la très grande longueur des nageoires, la position subthoracique des nageoires pelviennes (légèrement plus en arrière chez les Macristiidae), le nombre de rayons branchiostèges égal à 10 (8 seulement chez le « Chain specimen »). Enfin N. B. MARSHALL a pu observer en arrière de la nageoire dorsale, sur la

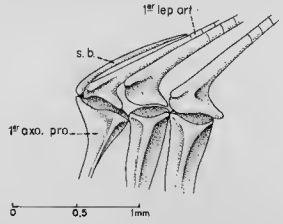


FIG. 54. — *Pattersonichthys delicatus* Goody : Schéma de l'articulation des lépidotriches dorsaux (× 33 env.). D'après l'individu HDJ-73-69 (M.N.H.N.P.).

ligne du dos, et allant jusqu'à la nageoire caudale, une membrane hyaline, qui peut être interprétée d'après D. E. ROSEN (1971, p. 4) comme étant « un développement précoce ou un vestige d'une nageoire adipeuse ». Or, chez tous les Pattersonichthyiformes observés, on remarque que la ligne du dos est située à la hauteur de la base des lépidotriches, en avant de la nageoire dorsale, mais s'élève, en arrière de celle-ci, pour dessiner un profil identique à celui de *Macristium*. Notons cependant que *Macristium chavesi* diffère de toutes les autres formes de Macristiidae et des Pattersonichthyiformes par ses nageoires pelviennes possédant seulement 7 lepidotriches (Aucune vérification n'a cependant pu être faite, le type de *M. chavesi* étant perdu). Enfin d'après N. B. MARSHALL (p. 356) les nageoires dorsale et anale comprennent respectivement 17 et 13 lépidotriches mais le premier rayon de chaque nageoire serait un petit stylet osseux (= splint bone) accolé au second lépidotriche. Or un tel élément a pu être observé chez les Pattersonichthyiformes (fig. 54, 55 et 56).

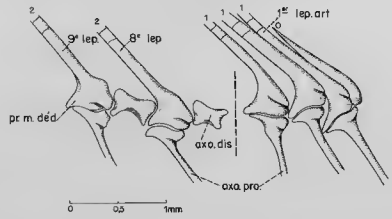


FIG. 55. — *Phoenicolepis arcuatus* nov. gen., nov. sp. : Articulation des lépidotriches dorsaux (× 25 env.). D'après l'individu HDJ-73-76 (holotype, M.N.H.N.P.).

Source : MNHN, Paris

P. C. GOODY (1969 : 230) considère que les premiers rayons de la nageoire dorsale de *Pattersonichthys* ne correspondent pas à de vraies épines. À l'appui de cette interprétation il précise que « ... the first two dorsal rays although composed of ray halves basally show no evidence of having been segmented ». Il considère malgré tout (p. 230) qu'il ne s'agit pas de véritables épines. Sur aucun des individus étudiés n'a pu être mise en évidence, ni sur le premier rayon de la dorsale, ni sur celui de l'anale, une preuve quelconque de l'existence d'une limite entre les deux moitiés. Par contre — et bien que P. C. GOODY ne partage pas cet avis — le second lépidotriche paraît toujours articulé.

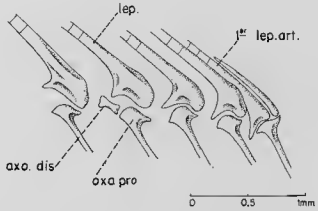


FIG. 56. — *Humilichthys orientalis* nov. gen., nov. sp. : Articulation des lépidotriches dorsaux (× 33 env.). D'après l'individu HDJ-73-29 (holotype, M.N.H.N.P.).

Chez les Cténothrissiformes, les nageoires dorsale et anale se présentent différemment. D. E. ROSEN a signalé (1973, p. 463) qu'une épine précède la nageoire anale chez *C. microcephala* et, peut-être, la nageoire dorsale chez *C. radians*. Ces renseignements seraient extraits du travail de C. PATTERSON (1964). Or celui-ci écrit : « In one specimen in the British Museum, P. 43443, however, this first anal ray is not segmented, and is rather stout and equal in length to about one-eighth of the depth of the trunk, ..., but the paired halves of this ray are not fused together, as they are in acanthopterygian fin-spines. » Quant à l'épine dorsale de *C. radians*, C. PATTERSON écrit à son sujet (p. 239) : « All (the rays) are segmented distally with the possible exception of the first... » mais il ne signale en aucun cas que les deux moitiés puissent être fusionnées.

Chez tous les *Ctenothrissa* du Cénomanien du Liban et chez *Heterothrissa* tous les lépidotriches des nageoires impaires sont parfaitement et complètement séparés lors de la fossilisation. Par ailleurs, M. CAUDANT (1977) a signalé que l'articulation des lépidotriches dorsaux des nageoires impaires des Cténothrissiformes (*Heterothrissa*, fig. 57) était différente de celles des Pattersonichthyiformes et des Myctophiformes.

La ressemblance entre Pattersonichthyiformes et Myctophiformes ne s'arrête pas au squelette caudal (p. 116). En effet, ces genres ont en commun d'autres caractères. Ce sont :

1) Une fosse posttemporale fermée.

2) Un ptérotique long, peu élevé, fortement creusé pour le muscle dilatateur.

3) L'absence de l'orbitosphénoïde et du supraorbital (contrairement à l'observation faite par P. C. GOODY, 1969, p. 203).

4) L'existence d'un antorbital.

Source : MNHN, Paris

5) Deux supramaxillaires bien développés.

6) Un canal mandibulaire ouvert sur la majeure partie du dentaire, puis fermé ensuite sur la partie postérieure de cet os et sur l'angulaire. Il communique alors avec l'extérieur par plusieurs pores.

7) Le processus alvéolaire du dentaire présente des petites dents sur toute sa longueur, et forme vers l'extérieur un rebord osseux.

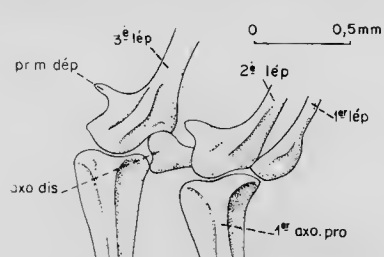


FIG. 57. — *Heterothrissa signeuxae* nov. gen., nov. sp. : Articulation des lépidotriches dorsaux (× 25 env.). D'après l'individu 1961-29-43 (holotype, M.N.H.N.P.).

8) Il n'y a pas de concavité le long de ce rebord pour l'insertion des muscles de la lèvre comme cela existe chez les Cténothrissiformes.

9) P. G. GOODY (1969, p. 203) signale que le processus articulaire du prémaxillaire de *Sardinioides* est proéminent tandis que celui de *Pattersonichthys* est petit. La fig. 32 du présent mémoire montre que le processus articulaire du prémaxillaire est, au contraire, bien développé, bien que non séparé du processus ascendant.

10) 8 lépidotriches aux nageoires pelviennes (et non 9 comme l'a signalé P. G. GOODY en 1969, p. 203).

Les Pattersonichthyiformes diffèrent de *Sardinioides-Osmeroides* par les caractères suivants :

1) Long prémaxillaire présentant un processus postmaxillaire chez *Sardinioides*, mais court et sans processus chez les Pattersonichthyiformes.

2) Présence d'un maxillaire exclu de la mâchoire (chez *Sardinioides*) mais entrant dans la mâchoire et denté (chez les Pattersonichthyiformes).

3) Présence d'un cératohyal distal entièrement fermé chez *Sardinioides* alors que celui des Pattersonichthyiformes présente une petite fenêtre au niveau de la gouttière de l'artère hyoïdienne.

4) Présence de 4 rayons inermes chez *Sardinioides* contre 3 seulement chez les Pattersonichthyiformes.

5) Position abdominale des pelviennes chez *Sardinioides* et subabdominale chez les Pattersonichthyiformes.

Si *Sardinioides* est plus spécialisé par les caractères 1), 2) et 3), il semble au contraire plus primitif par les caractères 4) et 5).

Source : MNHN, Paris

Il semble donc que les Myctophiformes crétacés (représentés par *Sardinioides* et *Osmeroides*) et que les Pattersonichthyiformes (représentés par la lignée *Pattersonichthys-Phoenicolepis-Humilichthys*) soient issus d'un même stock ancestral dont *Pattersonichthys* serait le plus proche représentant.

Si on compare par ailleurs les Pattersonichthyiformes avec les Cténothrissiformes, on constate que ceux-ci ont en commun certains caractères primitifs, persistance de l'antorbital, pariétaux en contact sur tout ou partie de leur longueur, maxillaire denté, deux supramaxillaires bien développés, présence d'un urodermal, position subthoracique des nageoires pelviennes (chez les Aulolepidae), et certains caractères évolués tels que le développement d'un méplat suboculaire sur les infraorbitaux.

Les Pattersonichthyiformes se séparent des Cténothrissiformes par l'absence d'orbitosphénoïde et de supraorbital, le développement d'un processus articulaire au prémaxillaire, non séparé du processus ascendant, un cératohyal distal presque fermé, la disparition des plaques dermiques caudales, l'apparition d'une fenêtre caudale.

Les Cténothrissiformes, par ailleurs, sont plus spécialisés que les Pattersonichthyiformes par leur fosse posttemporale ouverte, une tendance à la séparation des pariétaux, la réduction du nombre de rayons branchiostèges à 9, la tendance au déplacement des nageoires pelviennes en position thoracique (tendance plus développée que chez les Pattersonichthyiformes), la réduction du stégural qui n'atteint plus que la vertèbre préurale 1, l'apparition d'écailles cténoïdes.

En conclusion, la tendance au développement d'un méplat suboculaire permet d'intégrer les Pattersonichthyiformes au sein du groupe Cténothrissiformes-Myctophiformes-Béryciformes, mais l'ensemble de leurs caractères les éloignent des Cténothrissiformes pour les rapprocher des Myctophiformes.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

AGASSIZ L., 1833-44. — *Recherches sur les Poissons fossiles*, 5 vol., 1420 p., 396 pl., Neuchâtel.

ALLIS E. P., 1909. — The cranial anatomy of the mail-cheeked fishes. *Zoologica*, vol. 57, III + 219 p., 8 pl., Stuttgart.

AUDIGE P., 1921. — Influence de la température sur la croissance des poissons. *C. R. de la Soc. Biol.*, t. LXXXIV, p. 67, Paris.

BAILEY R. M. & CAVENDER T. M., 1971. — Fishes. In *McGraw-Hill Encyclopedia of Science and Technology*, 3rd edition, 340 p., McGraw-Hill Book Co.

BAUDELOT E., 1873. — Observation sur la structure et le développement des nageoires des Poissons osseux. *Arch. Zool. expér.*, vol. II (Notes et Revues), pp. XVIII-XXIV, Paris.

BERRY F. H., 1964. — Aspects of the development of the upper jaw bones in Teleosts. *Copeia*, *1964*, n° 2, pp. 375-388, New-York.

BERRY F. H. & ROBINS R., 1967. — *Macristiella perlucens*. A new Clupeiform from the Gulf of Mexico. *Copeia*, *1967*, n° 1, pp. 46-50, 4 fig., 1 tabl., New-York.

BERTIN L. & ARAMBOURG C., 1958. — Super-ordre des Téléostéens (Teleostei), in P. P. Grassé (éd.) *Traité de Zoologie*, t. XIII, fasc. III, pp. 2204-2500, fig. 1561-1788, Masson & C^ie^, Paris.

BLOT J., 1968. — Le squelette interne de la nageoire anale et ses relations avec le squelette axial. *C. R. Acad. Sci.*, t. 266, sér. D, pp. 1943-1946, Paris.

BOULENGER G. A., 1904. — Teleostei (Systematic part), pp. 541-727, fig. 325-440, in *Cambridge Natural History*, vol. 7, Macmillan and Co, London.

BRIDGE T. W., 1896. — On the mesial fins of Ganoids and Teleosts. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, vol. 25, pp. 530-602, 3 pl., London.

DAVIS J. W., 1887. — The fossil fishes of the Chalk of Mount Lebanon, in Syria. *Sci. Trans. R. Dublin Soc.*, vol. 4, part. II, pp. 457-636, 25 pl., Dublin.

DEVILLERS C., 1958. — Le crâne des Poissons, pp. 551-687, fig. 345-443, in P. P. Grassé (éd.), *Traité de Zoologie*, vol. XIII, fasc. III, Masson et C^ie^, Paris.

EATON Th. H., 1943. — Skeletal supports of the median fins of Fishes. *Journ. Morph.*, vol. 76, pp. 193-212, 5 fig., Philadelphia.

EMELIANOV S. V., 1948. — Phylogénie des nageoires dorsale et anale des Téléostéens (en russe). *Izvest. Akad. Naut. SSSR (Biol.)*, vol. 3, pp. 315-321, Moscou.

FOREY P. L., 1973. — A revision of the Elopiform fishes, fossil and recent. *Bull. of the Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol.*, suppl. 10, pp. 1-222, 92 fig., London.

FRANÇOIS Y., 1958. — Recherches sur l'anatomie et le développement de la nageoire dorsale des Téléostéens. *Arch. Zool. expér.*, vol. 97 (1), pp. 1-108, 43 fig., Paris.

—, 1959. — La nageoire dorsale, anatomie comparée et évolution. *L'Ann. Biol.*, vol. 35, fasc. 3-4, pp. 81-113, 18 fig., Paris.

—, 1962. — La nageoire dorsale des Actinoptérygiens. *Coll. Intern. du C.N.R.S.*, n° 104, pp. 117-121, Paris.

FRANÇOIS Y. & BLANC M., 1956. — Sur la croissance en longueur des rayons des nageoires chez les Poissons téléostéens. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, vol. 81 (1), pp. 26-33, 2 fig., Paris.

GAUDANT M., 1976. — Sur la création d'un ordre nouveau de Poissons téléostéens, les Pattersonichthyiformes, et sur ses relations phylogénétiques, *C. R. Acad. Sc.*, t. 283, sér. D, pp. 1629-1631, Paris.

—, 1977. — Observations sur l'anatomie des nageoires dorsale et anale de certains Poissons téléostéens. *C. R. Acad. Sc.*, t. 284, sér. D, pp. 2479-2482, 5 fig., Paris.

GOODE G. B. & BEAN T. H., 1896. — Oceanic ichthyology. A treatise of the deep sea. *Mem. Mus. Comp. Zool.*, vol. 22, pp. XXXV + 553, 123 pl., Harvard.

Source : MNHN, Paris

GOODRICH E. S., 1904. — On the dermal fin-rays of fishes, living and extinct. *Quart. J. Micr. Sci.*, vol. 47, pp. 465-522, 5 fig., 7 pl., London.

GOSLINE W. A., 1960. — Contribution toward a classification of modern isospondylous fishes. *Bull. of the Brit. Mus. (Nat. Hist.), Zool.*, vol. VI, n° 6, pp. 1-40, 15 fig., London.

—, 1961. — Some osteological features of modern Lower Teleostean fishes. *Smithsou. Misc. Coll.*, vol. 142, n° 3, pp. 1-42, 8 fig., Washington.

—, 1965. — Teleostean Phylogeny. *Copeia, 1965*, n° 2, pp. 186-194, 1 fig., New-York.

GRENHOLM A., 1923. — Studien über die Flossenmuskulatur der Teleostier. *Uppsala Universitets Arsskrift Matematik och Naturveteuskap*, vol. 2, 296 p., 168 fig., Uppsala.

HAY O. P., 1903. — On a collection of Upper Cretaceous fishes from Mount Lebanon, Syria, with descriptions of four new genera and nineteen new species. *Bull. of the Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. 19, pp. 395-452, 14 pl., New-York.

HINDERSON H. A., 1910. — Ueber die Schwanzflossen-muskulatur der Teleostier. *Anatomische Anzeiger*, vol. 36, n° 18, pp. 465-471, Jena.

IMBRIE J., 1956. — Biometrical methods in the study of Invertebrate fossils. Survey of some basic statistical concepts. *Bull. of the Amer. Mus. Nat. Hist.*, t. 108, n° 2, pp. 223-252, 10 fig., New-York.

LAMOTTE M., 1957. — Initiation aux méthodes statistiques en Biologie. 144 p., 26 fig., 10 tabl., Masson & Cie, Paris.

LEHMAN J.-P., 1958. — Sous-classe des Actinoptérygiens. Généralités et Évolution, pp. 2070-2179, fig. 1459-1505, in P. P. Grassé (éd.), *Traité de Zoologie*, vol. XIII, fasc. III, Masson & Cie, Paris.

—, 1966. — *Actinopterygii*. In Piveteau J., *Traité de Paléontologie*, t. IV, vol. 3, pp. 1-242, 211 fig., pl. I-IX, Masson & Cie, Paris.

LISON L., 1958. — Statistiques appliquées à la biologie expérimentale, 346 p., 11 tabl., Gauthier-Villars, Paris.

MAC ALLISTER D. E., 1968. — Évolution of branchiostegals and classification of teleostome fishes. *Copeia, 1968*, n° 4, pp. 888-889, New-York.

—, 1968. — Evolution of Branchiostegals and Classification of Teleostome Fishes. *Nat. Mus. of Canada, Bull.*, n° 221, *Biol. Ser.*, n° 77, pp. 1-239, 3 fig., 21 pl., 2 tabl., Ottawa.

MONOD Th., 1967. — Le complexe urophore des Téléostéens : Typologie et évolution (note préliminaire). *Coll. Intern. du C.N.R.S.*, n° 163, pp. 111-133, 16 fig., Paris.

—, 1968. — Le complexe urophore des Poissons téléostéens. *Mém. Inst. Fr. Afr. Noire*, n° 81, pp. 1-705, 789 fig., 3 tabl., Dakar.

MARSHALL N. B., 1961. — A young *Macristium* and the Ctenothrissid fishes. *Bull. of the Brit. Mus. (Nat. Hist.), Zool.*, vol. 7, pp. 353-370, 4 fig., London.

NYBELIN O., 1963. — Zur Morphologie und Terminologie des Schwanzskelettes der Actinopterygien. *Ark. för Zool.*, sér. 2, vol. 15, n° 35, pp. 485-516, 22 fig., Uppsala.

PATTERSON C., 1964. — A review of Mesozoic acanthopterygian fishes, with special reference to those of the English Chalk. *Phil. Trans. of the Roy. Soc. of London, Biol. Sci.*, ser. B; n° 739, vol. 247, pp. 213-482, 101 fig., London.

—, 1967. — New cretaceous Berycoid fishes from the Lebanon. *Bull. of the Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geology*, vol. 14, n° 3, 109 p., 4 pl., London.

—, 1968. — The caudal skeleton in mesozoic acanthopterygian fishes. *Bull. of the Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geology*, vol. 17, n° 2, 102 p., 28 fig., 5 pl., London.

—, 1970. — Two upper cretaceous salmoniform fishes from the Lebanon. *Bull. of the Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geology*, vol. 19, n° 5, 296 p., 47 fig., 5 pl., London.

PICTET F. J., 1850. — Description de quelques poissons fossiles du Mont Liban. *Mém. Soc. Phys. et Hist. Nat.*, t. XII, pp. 274-333, 10 pl., Genève.

PICTET F. J. & HUMBERT A., 1866. — Nouvelles recherches sur les poissons fossiles du Mont Liban. VII + 114 p., 19 pl., Georg, Genève.

REGAN C. T., 1903. — On a collection of fish from the Azores. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 12, vol. 7, pp. 344-348, London.

—, 1910a. — Notes on the classification of the teleostean fishes. *Proc. 7th. Intern. Zool. Congr., Boston Meeting*, pp. 838-853, Boston.

Source : MNHN, Paris

—, 1910b. — The caudal fin of the Elopidae and of some other Teleostean fishes. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 5, vol. 8, pp. 354-358, London.

—, 1911a. — On the systematic position of *Macristium chavesi*. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, vol. 8, ser. 7, pp. 204-205, 1 fig., London.

—, 1911b. — The anatomy and classification of the teleostean fishes of the order Berycomorphi and Xenopherycres. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, vol. 8, ser. 7, pp. 1-9, 1 pl., London.

—, 1911c. — The anatomy and classification of the teleostean fishes of the order Iniomi. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 7, vol. 8, pp. 120-135, London.

ROMER A. S., 1945. — *Vertebrate Paleontology*, 2nd ed., IX + 687 p., 377 fig., University of Chicago Press, Chicago.

ROSEN D. E., 1971. — The Macristiidae, a Ctenothrissiform Family Based on Juvenil and Larval Scopelomorph Fishes. *Amer. Mus. Nat. Hist.*, n° 2452, pp. 1-22, 13 fig., 2 tabl., New-York.

—, 1973. — Interrelationships of higher euteleostean fishes. *In* Interrelationships of fishes (ed. P. H. Greenwood, R. S. Miles and C. Patterson), *Zool. Jour. of Linn. Soc.*, suppl. n° 1, vol. 53, pp. 397-513, 129 fig., London.

SAUVAGE H. E., 1900. — Poissons, Reptiles et Chéloniens. *Rev. crit. Paléozool.*, vol. 4, pp. 109-118.

SIMPSON G. G., ROE A. & LEWONTIN R. C., 1960. — *Quantitative Zoology* (Revised edition), 440 p., 64 fig., 5 tabl., Harcourt, Brace & World, inc. New-York.

SMITH C. L. & BAILEY R. M., 1961. — Evolution of the dorsal fin supports of Percoid fishes. *Pap. Mich. Acad. Sci. arts and letters*, vol. 146, part. 1, pp. 345-363, 1 fig., 1 pl., Ann Arbor.

— & —, 1962. — The subocular shelf of fishes. *Journ. Morph.*, vol. 110, n° 1, pp. 1-18, 3 pl., Philadelphia.

TEISSIER G., 1934. — Dysharmonie et discontinuité dans la croissance relative. *Actualités scientifiques et industrielles*, n° 95 (Exposés de Biométrie), 38 p., 14 tabl., Paris.

—, 1935. — Les procédés d'étude de la croissance relative. *Bull. Soc. Zool. France*, vol. 60, pp. 292-307, Paris.

—, 1948. — La relation d'allométrie. Sa signification statistique et biologique. *Biometrics*, n° 4, pp. 14-53.

—, 1955. — Sur la détermination de l'axe d'un nuage rectiligne de points. *Biometrics*, n° 11, pp. 344-356.

TOOMBS H. A., 1948. — The use of acetic acid in the development of vertebrate fossils. *Museum's Journ.*, vol. 48, pp. 54-55, 1 pl., London.

—, 1959. — The use of acid in the preparation of vertebrate fossils. *Curator*, vol. 2, pp. 304-312, London.

TOOMBS H. A. & RIXON A. E., 1950. — The use of acetic acid in the « transfert method » of preparing fossils. *Museum's Journ.*, vol. 50, pp. 105-107, London.

WEITZMAN S. H., 1967. — The origin of the Stomiatoid Fishes with comments on the classification of Salmoniform fishes. *Copeia, 1967*, pp. 507-540, 18 fig., New-York.

WINTERBOTTOM R., 1973. — A descriptive synonymy of the striated muscles of the Teleostei. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, vol. 125, pp. 225-317, 56 fig., Philadelphia.

WOODWARD A. S., 1899. — On some cretaceous Clupeoid fishes with pectinated scales (*Ctenothrissa* and *Pseudoberyx*). *Ann. Mag. Nat. Hist.*, vol. 7, ser. 3, pp. 489-492, London.

—, 1901. — *Catalogue of the fossil fishes in the British Museum* (*Natural History*), Part. IV, XXXVIII + 636 p., 19 pl., 22 fig., London.

—, 1942a. — Some new and little-known Upper Cretaceous fishes from Mount Lebanon. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 9, vol. 11, pp. 537-568, 4 fig., 5 pl., London.

—, 1942b. — The beginning of the Teleostean fishes. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 9, vol. 11, pp. 902-912, 7 fig., London.

Source : MNHN, Paris

PLANCHES

Source : MNHN, Paris

PLANCHE I

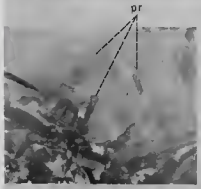
FIG. 1. — *Ctenothrissa vexillifer* (Pietet) : vue générale du spécimen 1946-17-83d (× 2,8 env.). Photo D. Serrette.

FIG. 2. — *Ctenothrissa vexillifer* (Pietet) : rayons inermes d'après le spécimen HAK-73-39, préparé à l'acide (× 10). Photo D. Serrette.

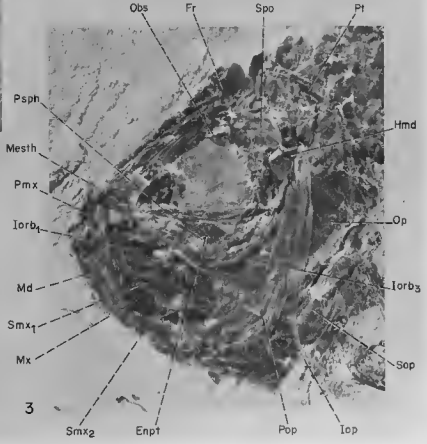
FIG. 3. — *Ctenothrissa vexillifer* (Pietet) : vue générale de la tête d'après le spécimen 1939-13-69, préparé à l'acide (× 6). Photo D. Serrette.

Source MNHN, Paris

1



2



3

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source MNHN, Paris

PLANCHE II

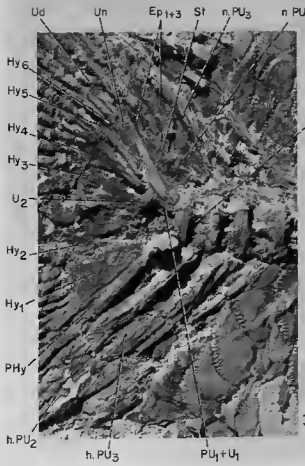
FIG. 1. — *Ctenothrissa signifer* Hay : vue générale d'après le spécimen 1961-29-67 b (× 2,8 env.). Photo D. Serrette.

FIG. 2. — *Ctenothrissa signifer* Hay : vue générale de la tête, d'après le spécimen HDJ-73-83, préparé à l'acide (× 2,5 env.). Photo D. Serrette.

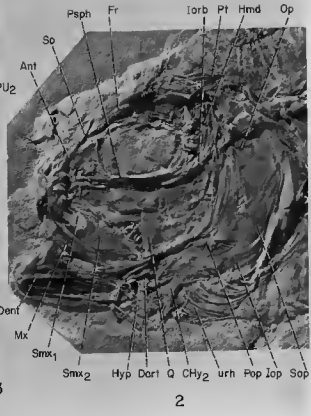
FIG. 3. — *Ctenothrissa signifer* Hay : squelette caudal d'après le spécimen HDJ-73-80, préparé à l'acide (× 8). Photo D. Serrette.

Source : MNHN, Paris

1



3



2

Source : MNHN, Paris

PLANCHE III

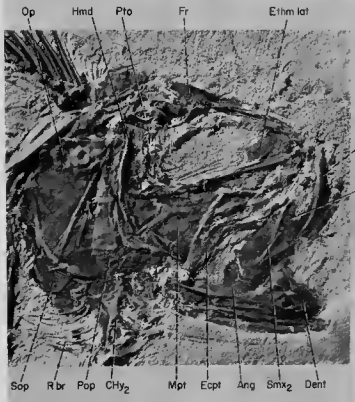
FIG. 1. — *Ctenothrissa protodorsalis* nov. sp. : vue générale d'après le spécimen 1939-13-25 (holotype) (× 2). Photo D. Serrette.

FIG. 2. — *Ctenothrissa protodorsalis* nov. sp. : vue générale de la tête d'après le spécimen 1939-13-25 (holotype), préparé à l'acide (× 6). Photo D. Serrette.

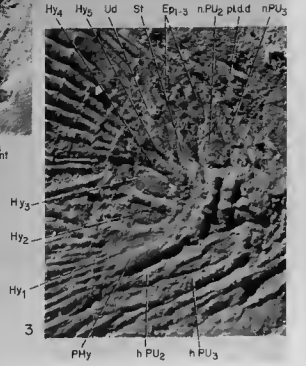
FIG. 3. — *Ctenothrissa protodorsalis* nov. sp. : squelette caudal d'après le spécimen 1939-13-25 (holotype), préparé à l'acide (× 8). Photo D. Serrette.

Source : MNHN, Paris

1



2



3

Source : MNHN, Paris

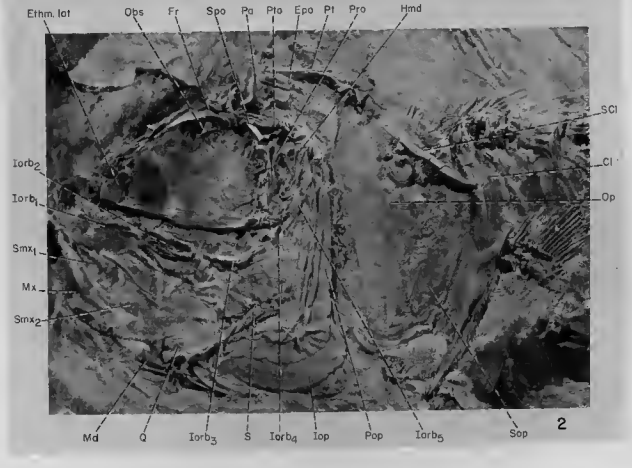
PLANCHE IV

FIG. 1. — *Ctenothrissa enigmatica* nov. sp. : vue générale d'après le spécimen HDJ-73-49 (holotype) (× 1,8 env.). Photo D. Serrette.

FIG. 2. — *Ctenothrissa enigmatica* nov. sp. : vue générale de la tête d'après le spécimen HDJ-73-49 (holotype) préparé à l'acide (× 3,75 env.). Photo D. Serrette.

Source : MNHN, Paris

1



2

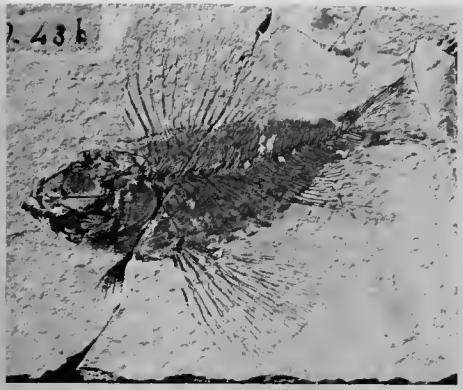
Source : MNHN, Paris

PLANCHE V

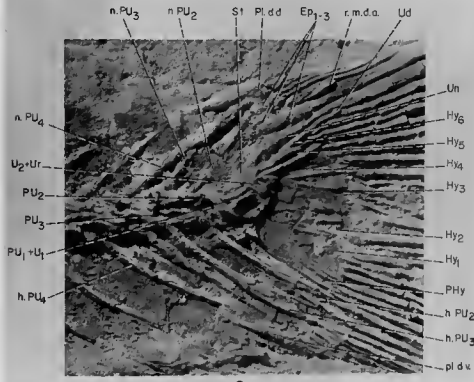
FIG. 1. — *Heterothrissa signeuxae* nov. gen., nov. sp. : vue générale d'après le spécimen 1961-29-43 b (holotype) (× 2 env.). Photo D. Serrette.

FIG. 2. — *Heterothrissa signeuxae* nov. gen., nov. sp. : squelette caudal d'après le spécimen 1961-29-43 a (holotype), préparé à l'acide (× 14 env.). Photo D. Serrette.

Source : MNHN, Paris



1



2

Source : MNHN, Paris

PLANCHE VI

FIG. 1. – *Heterothrissa signeuxae* nov. gen., nov. sp. : vue générale de la tête d'après le spécimen 1961-29-43a (holotype), préparé à l'acide (× 11 env.). Photo D. Serrette.

Source : MNHN, Paris

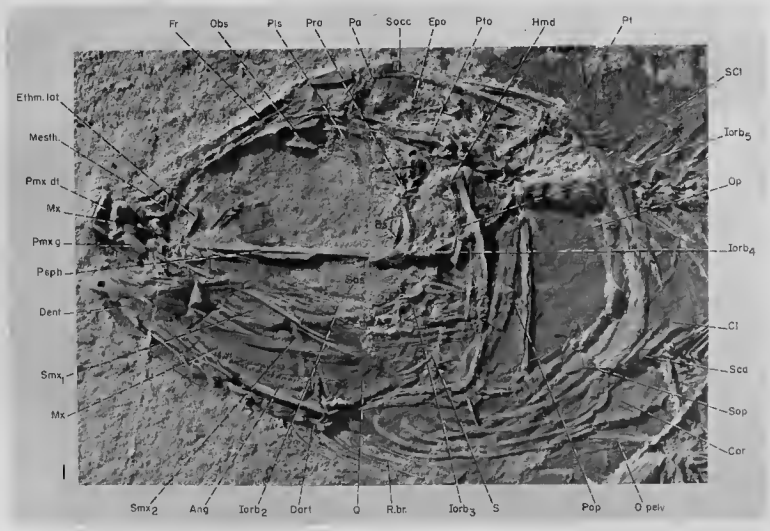


PLANCHE VI

Source : MNHN, Paris

PLANCHE VII

FIG. 1. — *Pattersonichthys delicatus* Goody : vue générale de l'holotype P. 9976 préparé à l'acide (× 3). Photo British Museum.

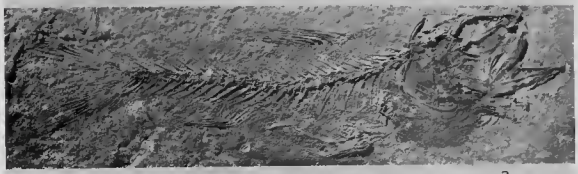
FIG. 2. — *Pattersonichthys delicatus* Goody : vue générale du spécimen HDJ-73-39, préparé à l'acide (× 4). Photo D. Serrette.

FIG. 3. — *Pattersonichthys delicatus* Goody ; vue générale de la tête d'après le spécimen HDJ-73-70 (× 8). Photo D. Serrette.

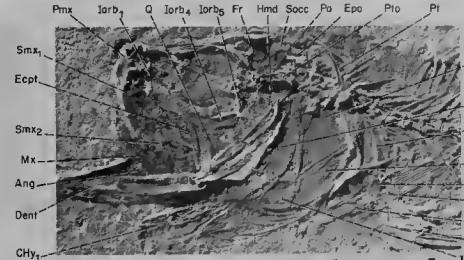
FIG. 4. — *Pattersonichthys delicatus* Goody : squelette caudal d'après le spécimen HDJ-73-68 (× 16). Photo D. Serrette.

Source : MNHN, Paris

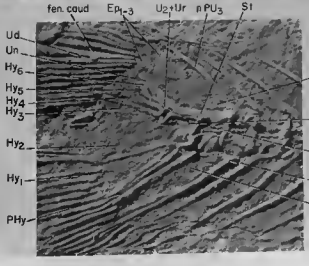
1



2



3



4

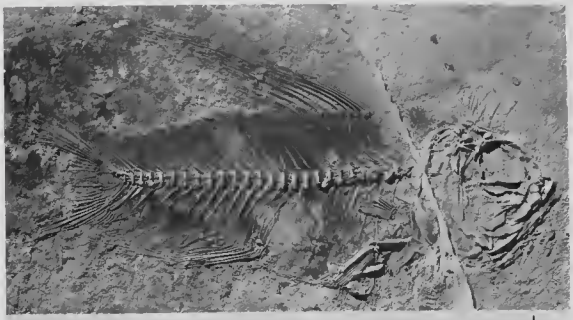
Source : MNHN, Paris

PLANCHE VIII

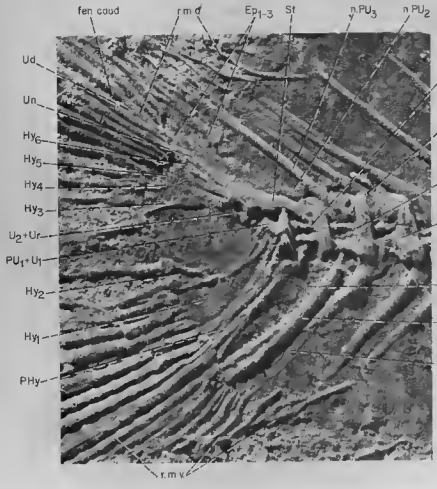
FIG. 1. — *Phoenicolepis arcuatus* nov. gen., nov. sp. : vue générale d'après le spécimen HDJ-73-76 (holotype), préparé à l'acide (× 3,75 env.). Photo D. Serrette.

FIG. 2. — *Phoenicolepis arcuatus* nov. gen., nov. sp. : squelette caudal d'après le spécimen HDJ-73-76 (holotype (× 18). Photo D. Serrette.

Source MNHN, Paris



1



2

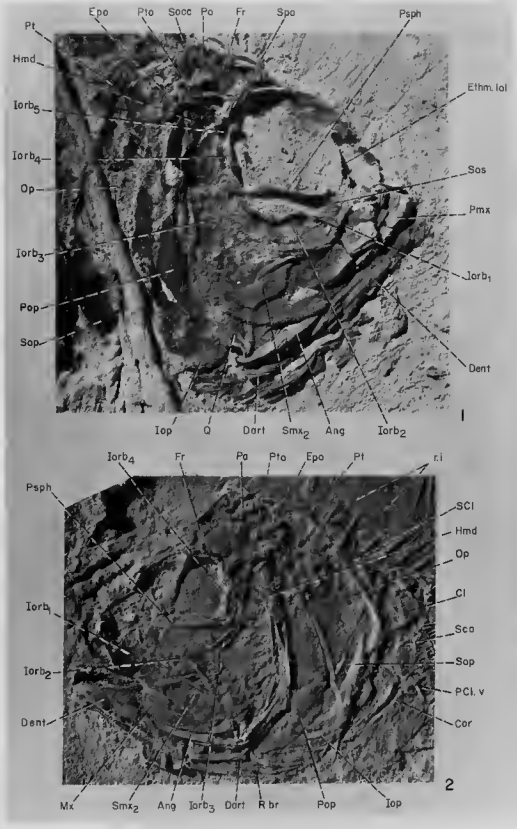
Source : MNHN, Paris

PLANCHE IX

FIG. 1. — *Phoenicolepis arcuatus* nov. gen., nov. sp. : vue générale de la tête d'après le spécimen HDJ-73-76 (holotype), préparé à l'acide (× 9). Photo D. Serrette.

FIG. 2. — *Phoenicolepis arcuatus* nov. gen., nov. sp. : vue générale de la tête d'après le spécimen HDJ-73-72, préparé à l'acide (× 9). Photo D. Serrette.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

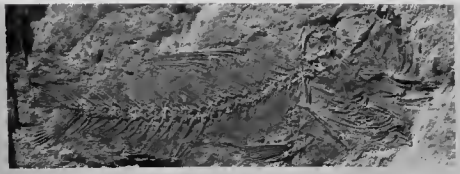
PLANCHE X

FIG. 1. — *Humilichthys orientalis* nov. gen., nov. sp. : vue générale d'après le spécimen HDJ-73-29 (holotype), préparé à l'acide (× 3,3 env.). Photo D. Serrette.

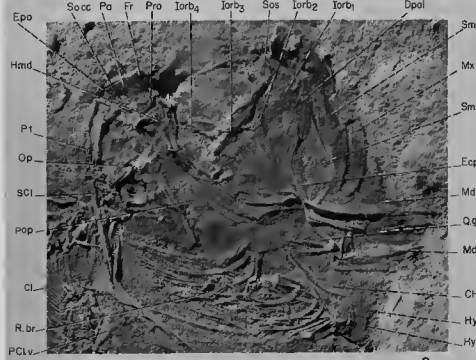
FIG. 2. — *Humilichthys orientalis* nov. gen., nov. sp. : vue générale de la tête d'après le spécimen HDJ-73-29 (holotype), préparé à l'acide (× 8). Photo D. Serrette.

FIG. 3. — *Humilichthys orientalis* nov. gen., nov. sp. : squelette caudal d'après le spécimen HDJ-73-29 (holotype), préparé à l'acide (× 16). Photo D. Serrette.

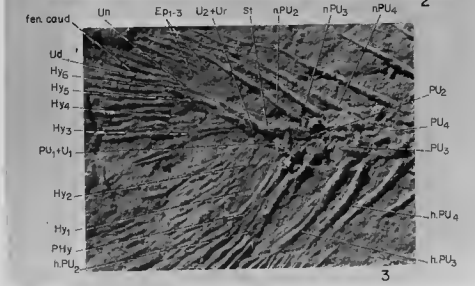
Source : MNHN, Paris



1



2



3

BIBLIOTHEQUE MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

IMPRIMERIE NATIONALE

7 564 0156 92

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

15 MARS 1978

PUBLICATIONS DES LABORATOIRES DU MUSÉUM

En vente à l'adresse de chaque laboratoire

Adansonia. Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue de Buffon, 75005 Paris.
Alexanor. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée, 45, rue de Buffon, 75005 Paris.
Annales de Paléontologie (Vertébrés et Invertébrés). Laboratoire de Paléontologie, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.
Annales de la Société Entomologique de France. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
Annuaire des Arachnologistes mondiaux. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), 61, rue de Buffon, 75005 Paris.
Annuaire des Myriapodologistes mondiaux. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes).
Bulletin du Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux. C.R.B.P.O., 55, rue de Buffon, 75005 Paris.
Bulletin d'Écologie. Laboratoire d'Écologie générale, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.
Bulletin de Liaison des Musées d'Histoire noturelle. Inspection générale des Musées d'Histoire naturelle de Province, Service national de Muséologie, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.
Bulletin de la Société Entomologique de France. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
Bulletin de la Société d'Ethnozoologie et d'Ethnobotanique. Laboratoire d'Etbnobotanique et d'Ethnozoologie, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.
Cahiers des Naturalistes. Laboratoire de Zoologie (Vers), 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.
Cahiers de Paléontologie. Laboratoire de Paléontologie.
Cybium. Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.
Entomologiste (L'). Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
Faune de Madagascar. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
Flore du Cambodge, du Laos et du Viet-Nam. Laboratoire de Phanérogamie.
Flore du Cameroun. Laboratoire de Phanérogamie.
Flore du Gabon. Laboratoire de Phanérogamie.
Flore de Madagascar et des Comores. Laboratoire de Phanérogamie.
Flore de la Nouvelle Calédonie et Dépendances. Laboratoire de Pbanérogamie.
Index Seminum. Service des Cultures, 43, rue de Buffon, 75005 Paris.
Journal d'Agriculture tropicale et de Botanique appliquée. Laboratoire d'Etbnobotanique et d'Ethnozoologie.
Mammalia. Laboratoire de Zoologie (Mammifères et Oiseaux), 55, rue de Buffon, 75005 Paris.
Objets et Mondes. Laboratoire d'Ethnologie. Musée de l'Homme, Palais de Cbaillot, place du Trocadéro, 75116 Paris.
Revue Algologique. Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue de Buffon, 75005 Paris.
Revue Bryologique et Lichénologique. Laboratoire de Cryptogamie.
Revue d'Écologie et Biologie du Sol. Laboratoire d'Écologie générale.
Revue internationale Acarologia. Laboratoire de Zoologie (Artbropodes).
Revue de Mycologie. Laboratoire de Cryptogamie.

Source : MNHN, Paris